Растительность России. СПб., 2021.
№ 40. С. 108–136.

Vegetation of Russia. St. Petersburg, 2021.
N 40. P. 108–136.

https://doi.org/10.31111/vegrus/2021.40.108

Динамика растительности после сплошнолесосечных рубок ельников черничных (среднетаежная подзона европейского северо-востока России)

Dynamics of vegetation after clearcutting bilberry spruce forests (middle taiga subzone of the European North-East of Russia)

© И. А. Лиханова,[1] Е. М. Перминова,[1] Г. С. Шушпанникова,[2] Г. В. Железнова,[1] Т. Н. Пыстина,[1] Ю. В. Холопов[1]

I. A. Likhanova, E. M. Perminova, G. S. Shushpannikova, G. V. Zheleznova, T. N. Pystina, Yu. V. Kholopov

[1]Институт биологии Коми НЦ УрО РАН. 167982, Сыктывкар, ул. Коммунистическая, 28.
Institute of Biology of Komi Scientific Centre of the Ural Branch of the Russian Academy of Sciences.
E-mail: likhanova@ib.komisc.ru, perminova_83@mail.ru, zheleznova@ib.komisc.ru, t.pystina@ib.komisc.ru, vegalyn@mail.ru
[2]Сыктывкарский государственный университет им. Питирима Сорокина.
167001, Сыктывкар, Октябрьский пр., 55.
Pitirim Sorokin Syktyvkar State University. E-mail: shushpannikova.galina@yandex.ru

Выявлено разнообразие производных фитоценозов, сформировавшихся после проведения зимних сплошнолесосечных рубок ельников мелкотравно-чернично-зеленомошных (подзона средней тайги европейского северо-востока России). Сообщества представлены 2 ассоциациями, 3 субассоциациями, 2 вариантами, 2 субвариантами и 2 сообществами класса ***Vaccinio-Piceetea*** Br.-Bl. in Br.-Bl.et al. 1939. Из них впервые описаны: 1 ассоциация с 2 субассоциациями, 1 вариант с 2 субвариантами. Обсуждаются особенности флористического состава, распространения, экологии и динамики сообществ.

Ключевые слова: *синтаксономия*, *сукцессия*, *сплошнолесосечная рубка*, *субасс.* ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum***, *средняя тайга*, *европейский северо-восток России.*

Key words: *syntaxonomy*, *succession*, *clearcutting*, *subass.* ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum***, *middle taiga*, *European North-East of Russia.*

Номенклатура: Cherepanov, 1995; Ignatov et al., 2006; Ignatov, Milyutina, 2007; Spisok ..., 2010.

Введение

Ельники зеленомошные на европейском северо-востоке России являются зональным типом еловых лесов, развивающимся на плакорах и наиболее приспособленным к климатическим и эдафическим условиям таежной зоны (Martynenko, 1999). Наиболее значимый антропогенный фактор, приводящий к их нарушению, — промышленные рубки (Gosudarstvennyy..., 2016). В связи с этим, возрастает актуальность изучения послерубочного динамического ряда ельников зеленомошных. Раскрытие закономерностей изменений растительного покрова после рубок в пространстве и во времени необходимо для оценки степени трансформации растительного покрова, восстановительного потенциала таежных лесов, прогнозирования динамических процессов, разработки научно обоснованных методов лесовосстановления (Ulanova, 2006).

Состав и структуру растительного покрова производных послерубочных сообществ обусловливают не только лесорастительные условия и исходная растительность, но в значительной степени технология и сезон лесозаготовки, определяющие сохранность древостоя и подроста, степень нарушенности подлеска, травяно-кустарничкового, мохово-лишайникового ярусов и почвы (Melekhov et al., 1965; Ulanova, 2006). Зарастание вырубок после незначительных нарушений травяно-кустарничкового яруса и почв соответствует демутациям, при очень сильных нарушениях — квазипервичным сукцессиям (Ulanova, 2006). Высокая экотопическая гетерогенность, возникающая в процессе рубки, и выраженность микро- и мезорельефа опре-

деляют комплексность растительности вырубок. И. С. Мелехов с соавт. (Melekhov et al., 1965) описал луговиковый, вейниковый, рябиновый и кипрейный типы вырубок ельников черничников. По данным Н. Г. Улановой (Ulanova, 2006) рубка южнотаежного ельника черничного приводит к формированию чернично-брусничных, лесновейниковых, наземновейниковых типов вырубок, которые в ходе демутации трансформируются в березняки вейниковые. При сильных нарушениях в ходе квазипервичных сукцессий зафиксировано возникновение щучковых, полевицевых, ивовых, ситниковых и камышовых ассоциаций. А. М. Крышень (Kryshen, 2006) выделяет следующий ряд ассоциаций вырубок ельников черничных Карелии (по возрастанию почвенной влажности): (***Picea abies***–***Vaccinium myrtillus***): ***Avenella flexuosa***, (***P. a.***–***V. m.***): ***Calamagrostis arundinacea***, (***P. a.***–***V. m.***): ***Polytrichum commune***, (***P. a.***–***V. m.***): ***Carex cinerea***. Для территории Республики Коми подобные работы по классификации растительности вырубок не проведены.

В Центральной Европе растительность вырубок широколиственных лесов относят к порядку ***Epilobietalia angustifolii*** (syn. ***Atropetalia***) класса ***Epilobietea angustifolii*** R. Tx. et Prsg. in R. Tx. 1950. Фитоценозы вырубок европейской части России существенно отличаются от центральноевропейских союзов и ассоциаций. Их эколого-флористическая классификация только в начале своего формирования (Martynenko et al., 2014; Shyrokikh et al., 2018). Базирующаяся на тщательном выявлении флористического состава растительного покрова (индикатора главных экологических и фитоценотических свойств растительности) система Браун-Бланке дает возможность по сходству флористического состава конструировать сукцессионные серии (Mirkin et al., 2012), характеризовать экологические и динамические различия сообществ и их связи в сукцесионном ряду (Martynenko et al., 2014; Shyrokikh et al., 2018).

Возобновление леса на месте вырубок, как правило, происходит через стадию производных лиственных и лиственно-хвойных насаждений (Ilchukov, 2003; Osipov et al., 2019). Обильное плодоношение, большая дальность распространения семян, быстрый рост, способность к вегетативному размножению дают лиственным породам конкурентное преимущество перед хвойными. Детальная характеристика производных (в том числе и послерубочных) мелколиственных сообществ средней тайги Республики Коми дана С. В. Дёгтевой с соавт. (Degteva et al., 2001). Продолжение работ по изучению динамики видового состава и структуры производных сообществ позволит выстроить сукцессионные ряды от момента рубки до восстановления ельников коренного типа.

Цель данной работы — выявить закономерности динамики растительности после зимних сплошнолесосечных рубок среднетаежных ельников мелкотравно-чернично-зеленомошных с учетом степени нарушенности территории вырубки; провести классификацию растительности вырубок разного возраста по методу Браун-Бланке.

Характеристика района исследования

Материал собран на территории Усть-Куломского р-на Республики Коми, который, согласно ботанико-географическому районированию европейской части России (Rastitelnost..., 1980), относится к Камско-Печорско-Западноуральской подпровинции Урало-Западносибирской таежной провинции Евразиатской таежной (хвойнолесной) области. По геоботаническому районированию Республики Коми (Yudin, 1954c) он расположен в Южно-Тиманском елово-пихтовом округе Тимано-Печорской подпровинции подзоны средней тайги. В растительном покрове преобладают еловые, елово-пихтовые, а местами и пихтовые леса, почти исключительно зеленомошные. На втором месте по распространению стоят вторичные березовые и осиновые леса преимущественно зеленомошные и травяные.

Согласно почвенно-географическому районированию центральной и восточной частей европейской территории СССР (Rudneva et al., 1981), изученные объекты расположены в Южнотиманском округе Вычегодской провинции среднетаежной подзоны типичных подзолистых почв. В геоморфологическом отношении район исследования находится на южной окраине Тиманской гряды. Рельеф характеризуется сочетанием рассеченных высоких гряд и холмов с абсолютными высотами 250–350 м. Коренные породы представлены пермскими и каменноугольными известняками, доломитами, гипсоносными отложениями, перекрытыми четвертичными ледниковыми и водноледниковыми отложениями. Почвообразующая порода — крупнопылеватые тяжелые покровные суглинки (Putevoditel..., 2007).

Данный регион характеризуется умеренно холодным, умеренно континентальным климатом со среднегодовой температурой воздуха 0.3 °С. Средняя температура самого теплого месяца (июль) — 17.3 °С, самого холодного (январь) — –16.5 °С. Годовое количество осадков составляет 500–520 мм (Brattsev et al., 1997).

Материалы и методы

Объектами исследования послужили сообщества коренного ельника мелкотравно-чернично-зеленомошного (пробная площадь 4, координаты 61.76333° с. ш., 54.29639° в. д. в пределах нетронутого человеческой деятельностью лесного массива площадью 170 га) и производные сообщества, сформировавшиеся после зимних сплошнолесосечных рубок, осуществленных в разные годы в том же типе леса (пробные площади 1–3) в схожих лесорастительных условиях на подзолистых почвах одинакового генезиса (Putevoditel ..., 2007) (рис. 1).

Координаты, размеры пробных площадей (пр. пл.) и время проведения рубок:

- пр. пл. 1 (61.80389° с. ш., 54.26389° в. д.; площадь 30 га) — в 2017–2018 гг.;
- пр. пл. 2 (61.98333° с. ш., 54.05472° в. д.; площадь 30 га) — в 2001–2002 гг.;
- пр. пл. 3 (61.8075° с. ш., 54.07694° в. д.; площадь 10 га) — в 1969–1970 гг.

Преобладающие почвы — подзолистые текстурно-дифференцированные, развитые на крупнопылеватых покровных суглинках (Putevoditel ..., 2007; Lapteva et al., 2015). Рубки проводили либо по скандинавской технологии с использованием комплекса машин Харвестер и Форвардер (2001–2002 и 2017–2018 гг.), либо по традиционной хлыстовой технологии с сохранением елово-пихтового подроста с помощью трактора ТДТ-40 (1969–1970 гг.). При применении более щадящей по отношению к растительному покрову и почвам скандинавской

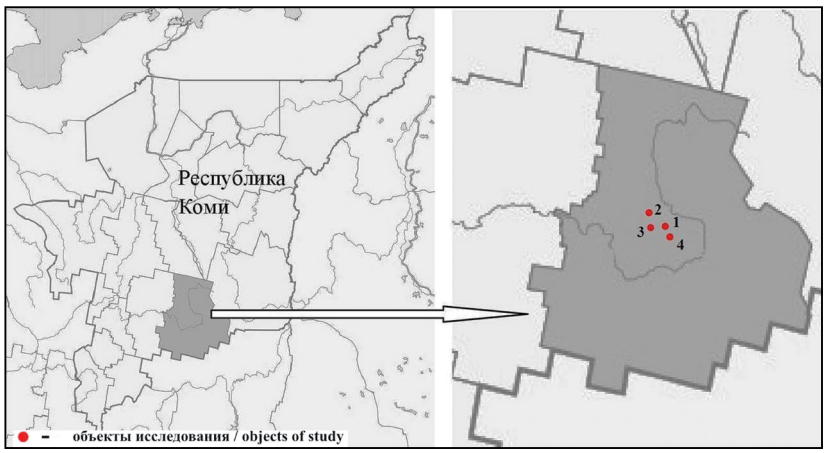

Рис. 1. Район исследований / Study area.

Пробные площади/ plots: 1 — вырубка/ tree felling of 2017–2018 гг., 2 — вырубка/ tree felling of 2001–2002 гг., 3 — вырубка/ tree felling of 1969–1970 гг., 4 — коренной ельник/ native spruce.

технологии площадь пасеки[1] составляла около 78 %, пасечных волоков — 18 %, магистрального волока — 4 %; при применении традиционной – площади волоков (характеризующиеся максимальным нарушением) увеличиваются: пасечных — до 20–30 %, магистрального — до 10 %.

Проведение рубок в зимний период, по сравнению с летним, обусловливает незначительное нарушение травяно-кустарничкового и мохово-лишайникового ярусов на пасечных участках. Пасечные волоки характеризовались захламлением порубочными остатками, которые покрывали в среднем 34 % поверхности. На территории магистральных волоков растительный покров и верхние горизонты почвы практически полностью уничтожались под действием лесозаготовительной техники.

В основу работы положено 81 геоботаническое описание растительности, в том числе в коренном лесу сделано 12 описаний, в производных сообществах — 69. Исследования растительности проведены в 2018–2020 гг. В коренном лесу геоботанические описания выполнены на пробных площадках размером 10×10 м, в производных сообществах — в пределах контуров каждого технологического элемента рубки: на пасеках и магистральных волоках — 10×10 м, на пасечных волоках — 6×17 м (примерно соответствующих площади 100 м^2). Проведен сплошной перечет деревьев и подроста, определены их диаметр и высота (Metody..., 2002). Состав древостоя рассчитан по вкладу отдельных видов древесных растений в общие запасы древесины, состав подроста — по доле экземпляров каждой породы. Данные о количестве деревьев на пробных геоботанических площадках (100 м^2) использованы для определения типа размещения древесных растений по пробным площадям. Индекс рассеяния (I) вычислен по формуле, предложенной Р. А. Фишером с соавт. (по: Svalov, 1985):

$$I=\frac{\left(\sum_{x=0}^{m} x^2 n_x-\frac{N^2}{n}\right)n}{(n-1)N},$$

где x = 0, 1, 2, . . . , m деревьев на пробной площадке; n_x — число пробных площадок с 0, 1, 2, ..., m деревьями; n — общее число заложенных на пробной площади пробных площадок; N — количество подроста или деревьев на всех пробных площадках пробной площади.

$I<1$ соответствует регулярному типу размещения растений; $I\approx1$ — рассеянному типу; $I>1$ — групповому типу размещения. На территориях вырубок индекс рассчитывался отдельно для сообществ магистрального волока и сообществ пасек и пасечных волоков. Число пробных площадок соответствовало числу геоботанических описаний.

Выявлены видовой состав и обилие сосудистых растений и мхов, произрастающих на почве; отдельно — мхов и лишайников, приуроченных к валежу и порубочным остаткам. Оценки обилия и покрытия видов на пробной площади даны по комбинированной шкале Ж. Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964): r — вид встречается единично, + — участие вида незначительное, проективное покрытие менее 1 %, 1 — 1–5 %, 2 — 6–25 %, 3 — 26–50 %, 4 — 51–75 %, 5 — более 75 %.

Для оценки освещенности (L), влажности субстратов (F), их кислотности (R) и богатства минеральным азотом (N) использованы экологические шкалы Г. Элленберга (Ellenberg et al., 1991). Для определения экологических характеристик местообитания применен подход, основанный на оценке взвешенного среднего, где «весом» вида являлось его обилие. Ординация сообществ выполнена с помощью метода неметрического многомерного шкалирования — NMS в программе ExcelToR. В качестве меры различия применен коэффициент Съеренсена–Чекановского (Novakovskiy, 2016).

Классификация растительности проведена по методу Браун-Бланке (Braun-Blanquet, 1964; Mirkin, Naumova, 2012). Выделение и наименование новых ассоциаций дано в соответствии с «Международным кодексом фитосоциологической номенклатуры» (Weber et al., 2000). Для оценки значимости различий экологических параметров описаний синтаксонов использовали непараметрические критерии Краскела–Уоллиса и Манна–Уитни при p=0.05. Расчет производился в программе SPSS. При принятии синтаксономических решений учитывали работы по классификации бореальных еловых лесов (Korchagin, 1940; Yudin, 1954a; Saburov, 1972; Kielland-Lund, 1981; Martynenko, 1999; Morozova, Korotkov, 1999; Zaugolnova, Morozova, 2004; Fedorchuk et al., 2005; Morozova et al., 2008; Degteva, Dubrovskiy, 2014; и др.), лиственных лесов (Yudin, 1954b; Degteva, 1999, 2001; Degteva et al., 2001; Degteva, Dubrovskiy, 2014) и производных послерубочных сообществ (Melekhov et al., 1965; Anikeeva, 1989; Karaziya, 1989; Kryshen, 2006; Ulanova, 2006; Martynenko et al., 2014; Shyrokikh et al., 2018; и др.).

Результаты и обсуждение

В настоящее время европейские среднетаежные зеленомошные еловые леса относят к асс. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis*** союза ***Piceion***

[1] *Пасека* — участок лесосеки, не занятый волоками, складами и другими технологическими элементами. На долю пасек приходится основная часть площади лесосеки. *Волок* — участок лесосеки, по которому проводится трелевка или подвозка срубленной древесины.

excelsae порядка ***Piceetalia excelsae*** класса ***Vaccinio-Piceetea*** (Kielland-Lund, 1981; Dierssen, 1996; Mirkin, Naumova, 1998; Morozova et al., 2008; Ermakov, 2012; Mucina et al., 2016). К данным синтаксонам отнесены исследованные нами дорубочные коренные фитоценозы.

Рубка приводит к сильным изменениям условий экотопа, и видовой состав сообществ претерпевает существенные изменения. Удаление древостоя, влекущее снижение суммарного испарения, уменьшение транспирации и испарения задержанных осадков, обусловливает увеличение влажности суглинистой почвы. Временное поверхностное переувлажнение почв на территории пасек и пасечных волоков «молодых» вырубок (период послерубочной сукцессии 1(2)–17(18) лет) индицируется внедрением и увеличением обилия влаголюбивых видов сосудистых растений (*Calamagrostis purpurea*, *Carex globularis*) и мхов (*Aulacomnium palustre*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum angustifolium*). С появлением перечисленных и некоторых других видов сообщества приобретают черты заболоченных ельников асс. ***Rubo chamaemori–Piceetum*** (syn. ***Chamaemoro-Piceetum***) союза ***Piceion excelsae*** порядка ***Piceetalia excelsae*** (Kielland-Lund, 1981; Morozova, Korotkov, 1999; Mucina et al., 2016). Однако из-за короткого периода заболачивания обилие сфагновых мхов (*Sphagnum angustifolium*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*), доминирующих в асс. ***Rubo chamaemori–Piceetum***, в сообществах вырубок невелико. Различия во флористическом составе сообществ, в экотопических условиях, причинах заболачивания, структуре сообществ (например, отсутствие сформированного древесного яруса) не позволяют включить сообщества вырубок в асс. ***Rubo chamaemori–Piceetum***. В рамках эколого-флористической классификации молодые вырубки отнесены к асс. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae***, для которой характерно увеличение числа и обилия влаголюбивых и светолюбивых видов по сравнению с исходными сообществами, а также низкая сомкнутость древесного яруса, находящегося на стадии формирования. Данная ассоциация включена в союз ***Piceion excelsae*** порядка ***Piceetalia excelsae***, поскольку она в значительной степени сохраняет флористический состав коренного сообщества и диагностические виды высших синтаксономических единиц.

Фитоценозы с большим количеством раннесукцесионных видов на территории сильно нарушенных магистральных волоков отнесены к безранговым сообществам ***Carex brunnescens*** и ***Salix caprea***. Для определения их синтаксономического положения необходимы дальнейшие исследования. Предварительное включение синтаксонов в союз ***Piceion excelsa*****, порядок *Piceetalia excelsae* и класс *Vaccinio-Piceetea*** обосновано наличием их диагностических видов.

Восстановление древостоя в ходе сукцессии способствует разболачиванию территорий вырубок и, следовательно, исчезновению или уменьшению обилия влаголюбивых видов. За 50-летний период сукцессии флористический состав производных и коренных сообществ становится сходным, что позволяет отнести их к асс. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis***.

Положение изученных сообществ в системе высших единиц представлено в продромусе.

Асс. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis*** (Caj. 1921) K.-Lund 1962

Диагностические виды: *Barbilophozia lycopodioides/hatcheri*, *Dryopteris austriaca*, *Hylocomiastrum umbratum*.

Ассоциация объединяет флористически бедные мезофитные темнохвойные и светлохвойно-темнохвойные зеленомошные леса (Dierssen, 1996; Morozova et al., 2008), по составу видов она близка к биогеоценозам черничной группы еловых и потенциально еловых лесов на нормально дренированных землях (Fedorchuk et al., 2005). Впервые выделена в Норвегии как асс. ***Eu-Piceetum abietis*** (Caj. 1921) K.-Lund 1962**.** В качестве диагностических видов J. Kielland-Lund (1981) приводит: *Barbilophozia lycopodioides*, *Bazzania trilobata*, *Chamaeperyclymenum suecicum*, *Dryopteris assimilis*,[1] *Hylocomiastrum umbratum*, *Obtusifolium obtusum*, *Plagiothecium undulatum*, *Rhytidiadelphus loreus*, *Sphagnum quinquefarium*. Однако в представленных выборках *Bazzania trilobata*, *Chamaeperyclymenum suecicum*, *Plagiothecium undulatum*, *Rhytidiadelphus loreus* имеют низкую константность или отсутствуют, как и в описанных нами сообществах. K. Dierssen (1996) к диагностирующим данную ассоциацию видам относит *Barbilophozia lycopodioides*, *Hylocomiastrum umbratum*, *Dryopteris*

Продромус

Класс ***Vaccinio-Piceetea*** Br.-Bl. in Br.-Bl.et al. 1939
Порядок ***Piceetalia excelsae*** Pawłowski et al. 1928
Союз ***Piceion excelsae*** Pawłowski et al. 1928
Подсоюз ***Eu-Piceenion*** K.-Lund 1981
Acc. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae*** ass. nov. hoc loco
Субасс. ***typicum*** subass. nov. hoc loco
Субасс. ***avenelletosum flexuosae*** subass. nov. hoc loco
Сообщество ***Carex brunnescens***
Сообщество ***Salix caprea***
Acc. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis*** (Caj. 1921) K.-Lund 1962
(syn. ***Eu-Piceetum abietis*** (Caj. 1921) K.-Lund 1962)[2]
Субасс. ***dryopteridetosum*** K.-Lund 1981
Вар. ***typica***
Вар. ***Betula pubescens***
Субвар. ***typica***
Субвар. ***Calamagrostis purpurea***

[1] Вид, входящий в комплекс *Dryopteris dilatata* (syn. *D. austriaca*) (Malykh, 2017).

[2] Невалидное название асс. ***Eu-Piceetum abietis*** (Caj. 1921) K.-Lund 1962 заменено на «асс. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis*** (Caj. 1921) K.-Lund 1962» (Dierssen, 1996; Martynenko et al., 2008).

expansa (входящий в комплекс *D. dilatata*), *Rhytidiadelphus subpinnatus*, *Polytrichum formosum*, однако в приведенной им выборке константность всех видов, кроме первого, низкая (II). В выборках геоботанических описаний темнохвойных зеленомошных лесов европейского севера России по данным ряда авторов (Zaugolnova, Morozova, 2004; Morozova et al., 2008) все диагностические виды ассоциации имеют низкое постоянство.

В описанных нами коренных ельниках представлено всего 3 диагностических вида — *Barbilophozia lycopodioides/hatcheri*, *Dryopteris austriaca*, *Hylocomiastrum umbratum*. Отсутствие *Sphagnum quinquefarium* и *Polytrichum formosum* связано, по-видимому, с их редкостью на территории Республики Коми. Региональной особенностью является также увеличение в описываемых нами фитоценозах константности, но при низком обилии, *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*, что придает сообществам некоторые черты асс. ***Rubo chamaemori*–*Piceetum*** (Kielland-Lund, 1981) и ***Empetro*–*Piceetum obovatae*** (Morozova et al., 2008). Это связано, вероятно, с климатическими условиями района исследования (преобладание осадков над испарением) и гранулометрическим составом субстрата (средние суглинки). В периоды снеготаяния возможно существование верховодки, во время выпадения обильных дождей — переувлажнение почв в микропонижениях.

J. Kielland-Lund (1981) в пределах ассоциации выделял 3 субассоциации: ***myrtilletosum*** (кустарничково-зеленомошные ельники), ***dryopteridetosum*** (мелкотравно-черничные (мелкопапоротниковые) ельники), ***athyrietosum*** (высокотравно-папоротниковые ельники).

Описанные нами сообщества ненарушенных ельников мелкотравно-чернично-зеленомошных имеют наибольшее сходство с субасс. ***dryopteridetosum***. Коэффициент Жаккара (общность видового состава) составляет 0.6.

Субасс. ***Linnaeo borealis*–*Piceetum abietis dryopteridetosum*** K.-Lund 1981 (табл. 1).

Диагностические виды: *Gymnocarpium dryopteris* (доминант), *Phegopteris connectilis*, *Plagiothecium denticulatum*, *Rubus idaeus*, *Sciuro-hypnum reflexum*.

Кроме перечисленных выше видов J. Kielland-Lund (1981) приводит также: *Agrostis tenuis, Anemone nemorosa*, *Lophocolea heterophylla*, *Rhytidiadelphus subpinnatus*, *Solidago virgaurea*, которые в описанных нами сообществах не были отмечены. Если произрастание *Lophocolea heterophylla*, *Rhytidiadelphus subpinnatus* вполне вероятно, хотя в наших сборах они отсутствовали, то ареал *Anemone nemorosa* расположен южнее, а *Agrostis tenuis, Solidago virgaurea* более характерны для производных сообществ. По данным Л. Б. Заугольновой и О. В. Морозовой (2004) субассоциация не имеет диагностирующей группы видов, но характеризуется высокой константностью и обилием *Gymnocarpium dryopteris*. Описанные нами сообщества ненарушенных ельников отнесены к вар. ***typica***.

Вар. ***typica*** (табл. 1, оп. 1–12; рис. 2).

Собственных диагностических видов не имеет.

Сообщества приурочены к свежим (F 5.0–5.2), с низким и средним содержанием азота (N 3.6–4.4), кислым (R 3.3–3.6) почвам. Мощность подстилки — 4.9±0.6 см (n=10). Явных признаков поверхностного оглеения почв не наблюдается. Нанорельеф не выражен. Преобладают теневыносливые растения (L 4.8–5.2). Древостои сообществ — смешанные по составу, разновозрастные (60–230). На одних участках преобладает *Picea obovata*, на других *Abies sibirica*. *Betula pubescens* встречается постоянно (в среднем 1 по составу). Густота древостоя (в среднем) — 0.7 тыс. экз./га, диаметр стволов — 23 см, высота — 18 м. Характерно регулярное размещение деревьев (индекс рассеяния 0.3). Количество подроста в среднем около 2 тыс. шт./га, преобладает *Picea obovata*. Подлесок редкий, в основном из *Sorbus aucuparia*, также отмечены *Rubus idaeus*, *Lonicera pallasii*. В травяно-кустарничковом ярусе (проективное покрытие (ПП) 35–60 %) доминирует *Vaccinium myrtillus*, обилен *Gymnocarpium dryopteris*, постоянны *Dryopteris austriaca*, *Equisetum sylvaticum*, *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa*, *Lycopodium annotinum*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*. Моховой ярус (ПП 40–70 %) образован *Hylocomium splendens* и (с меньшим обилием) *Pleurozium shreberi*, отмечены также *Polytrichum commune*, *Ptilium crista-castrensis*, *Sphagnum girgensohnii* и др. Достаточно много крупномерного сухостоя и валежа всех стадий разложения, имеются вывалы. К ветровально-почвенным комплексам приурочено более активное возобновление *Betula pubescens*, увеличение численности видов подлеска, разрастание *Calamagrostis purpurea*, *Dryopteris austriaca*, *Equisetum sylvaticum*, появление пионерных мхов. В окнах доминирует *Dryopteris austriaca*, увеличивают обилие *Gymnocarpium dryopteris*, *Phegopteris connectilis*, *Stellaria holostea*, а также некоторые виды мхов (*Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*, виды родов *Brachythecium* и *Sciuro-hypnum*).

Число видов в сообществах — 28–40, в среднем — 33.

Подобные сообщества описаны на территории Печоро-Илычского государственного заповедника А. А. Корчагиным (Korchagin, 1940) в рамках ассоциаций ***Abietum* (*Piceetum*) *hylocomioso*–*Linnaeani-dryopteridosum***, С. В. Дёгтевой и Ю. А. Дубровским (Degteva, Dubrovskiy, 2014) — ***Abietum* (*Piceetum*) *myrtilloso-gymnocarpioso-hylocomiosum***, выделенных на основе доминантной классификации. Согласно типологическому подходу к классификации описанные нами сообщества достаточно близки к ельникам черничным на суглинках с некоторыми переходными чертами (высокая константность *Polytrichum commune*, *Sphagnum girgensohnii*) к ельникам чернично-долгомошным (Fedorchuk et al., 2005).

Вар. ***Betula pubescens*** (табл. 1, оп. 13–32).

Диагностические виды: *Betula pubescens* (доминант), *Milium effusum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*.

Вариант объединяет сообщества 48(49)-летней вырубки. Высота древостоя (в среднем около 17 м) и сомкнутость крон (0.4–0.7) становятся сопоставимы с сообществами коренного ельника, однако в составе древостоев увеличивается участие березы: до 3 единиц на месте пасечных участков, 8 — на пасечных волоках, 10 — на магистральном волоке. В сообществах отмечены сосудистые растения, диагностирующие асс. ***Linnaeo borealis*–*Piceetum abietis*** и субасс. ***L. b.*–*P. a. dryopteridetosum***, но представленность мхов достаточно низкая. Медленные темпы повышения разнообразия бриофитов в ходе послерубочной сукцессии отмечены П. С. Широких с соавт. (Shyrokikh et al., 2018). В травяно-кустарничковом ярусе (ПП от 10–40 до 80 %) восстанавливают обилие многие лесные

виды. Значительное участие березы в древостое, по-видимому, объясняет высокую константность *Milium effusum*, увеличение обилия *Stellaria holostea*. Моховой ярус (ПП от 5 до 80 %) представлен *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Rhytidiadelphus triquetrus*. В парцеллах березы мохообразные подавляются плотным лиственным опадом.

Число видов в сообществах — 22–39, в среднем — 30.

Сообщества варианта сходны с асс. ***Betuletum Linnaeani-dryopteridosum***, представляющей производные леса пихто-ельников асс. ***Abietum (Piceetum) hylocomioso-Linnaeani-dryopteridosum*** (Korchagin, 1940). Соотношения березы и темнохвойных пород могут быть самыми разнообразными в зависимости от стадии восстановления основного типа леса. Как и в описанных нами сообществах, увеличивается «разнотравность» (появляются *Melampyrum pratense*, *Milium effusum* и др.), что обусловлено большей сквозистостью полога березы. Моховой покров (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* с примесью *Polytrichum commune*, *Rhytidiadelphus triquetrus*) имеет меньшую мощность и покрытие (в основном 10–30 %), чем в коренных сообществах. Подобные сообщества С. В. Дёгтева и Ю. А. Дубровский (Degteva, Dubrovskiy, 2014) описали в рамках асс. ***Betuletum myrtillosogymnocarpioso-hylocomiosum***.

Рис. 2. Сообщество субасс. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum* вар. *typica*.**

Community of subass. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** var. ***typica***.

Сообщества вар. ***Betula pubescens*** имеют некоторое сходство с асс. ***Melico nutantis–Piceetum abietis*** подсоюза ***Melico-Piceenion***, но представленность видов, характеризующих данный подсоюз и ассоциацию, достаточно низкая.

В рамках варианта выделено 2 субварианта: ***typica*** и ***Calamagrostis purpurea***. Первый субвариант характеризует сообщества пасеки и пасечных волоков, второй — сообщества магистрального волока.

Субвар. ***typica*** (табл. 1, оп. 13–22; рис. 3).

Своих диагностических видов не имеет.

Сообщества приурочены к свежим (F 4.9–5.2), с низким и средним содержанием азота (N 3.6–4.4), кислым (R 3.4–4.0) почвам. Мощность подстилки 3.0±0.7 см (n=10). Признаки поверхностного оглеения почв морфологически не выявлены. Преобладают теневыносливые растения (L 4.6–5.5). Различия значений параметров «влажность», «кислотность» и «освещенность» коренных ельников и описываемых сообществ статистически не значимы. Нанорельеф не выражен. На пасечных участках 48(49)-летней вырубки густота древостоя составляет 3.2 тыс. шт./га, высота — 14 м, диаметр — 15 см. В составе преобладает *Picea obovata* (в среднем 5 единиц). На пасечных волоках густота древостоя — 2.2 тыс. шт./га, высота — 19 м, диаметр — 15 см. В составе преобладает *Betula pubescens* (в среднем 8 единиц). Количество подроста высотой до 1.5 м — около 3 тыс. шт./га, сомкнутость крон — 0.6. В ходе сукцессии с дифференциацией древостоя значительно уменьшается индекс рассеяния (3.5). Таким образом, тип размещения деревьев меняется от группового к рассеянному.

Рис. 3. Сообщество субасс. *Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum* вар. *Betula pubescens* субвар. *typica*.

Community of subass. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** var. ***Betula pubescens*** subvar. ***typica***.

Таблица 1

Ассоциация *Linnaeo borealis–Piceetum abietis*, субсс. *dryopteridetosum*, варианты *typica* и *Betula pubescens*

Association ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis***, subass. ***dryopteridetosum***, variants ***typica*** and ***Betula pubescens***

Вариант	*typica* (a)												*Betula pubescens* (b)																						Постоянство			
Субвариант	–												*typica* (c)										*Calamagrostis purpurea* (d)															
Технологический элемент	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	ПВ	ПВ	ПВ	ПВ	ПВ	П	П	П	П	П	МВ	МВ	МВ	МВ	МВ	МВ	МВ	МВ	МВ	МВ				
Экологические факторы																																						
L (освещенность)	5.2	5.1	5.0	5.1	4.8	5.1	4.8	4.9	4.8	4.9	5.0	4.9	5.1	5.1	5.0	5.5	5.4	5.0	4.9	5.1	4.6	5.1	5.2	5.1	5.3	4.8	5.0	5.0	5.2	5.4	5.1	5.3				
F (увлажнение почвы)	5.1	5.0	5.1	5.0	5.1	5.1	5.2	5.1	5.1	5.1	5.1	5.2	5.0	5.1	5.1	5.0	4.9	4.9	5.2	5.0	5.2	5.0	5.1	5.3	5.3	5.2	5.3	5.4	5.4	5.4	5.4	5.4				
R (кислотность почвы)	3.3	3.5	3.3	3.6	3.5	3.4	3.4	3.4	3.6	3.5	3.4	3.4	3.5	3.4	4.0	3.6	3.7	3.5	3.5	3.5	3.4	3.4	3.7	3.7	3.5	3.7	3.4	3.5	3.8	3.7	3.9	3.8				
N (богатство почвы азотом)	3.9	4.0	3.8	3.6	4.2	4.0	4.4	3.9	4.3	4.1	4.0	3.9	3.9	3.8	4.4	3.6	3.8	3.9	4.0	3.7	3.8	3.9	4.0	4.3	3.9	4.0	3.9	4.0	4.2	4.1	4.2	4.2				
Древостой состав	5Е3П2Б	5П3Б2Е	7Е3П	5П3Е2Б	5Е5П	5Б3Е2П	7Е3П	6Е4П	8Е2П	6П3Е2Б	6Е2П2Б	8Е2П	5Б5Е	8Б2Е+П	7Б2Е1П	10Б	9Б1Е	5Е3Б1П	6Е4Б	8Е1П1Б	8П2Е	4Б4Е2П	10Б+Е	10Б	10Б+Е+П	10Б+Е	10Б	10Б+Ос	10Б+Ос	10Б+Ос	10Б	10Б				
сомкнутость крон	0.6	0.6	0.5	0.5	0.5	0.3	0.4	0.5	0.5	0.5	0.5	0.5	0.7	0.6	0.5	0.7	0.7	0.6	0.6	0.7	0.5	0.6	0.6	0.7	0.6	0.5	0.7	0.6	0.6	0.6	0.6	0.4				
количество, тыс. шт./га	0.7	0.7	0.5	0.7	0.5	0.5	0.7	0.9	0.8	0.8	0.8	1.0	2.7	2.1	1.6	2.5	2.2	3.8	4.4	3.8	1.5	2.6	2.8	2.5	4.2	4.2	5.2	1.2	1.7	1.5	2.0	0.8				
высота, м	18	18	18	17	18	20	19	22	14	16	20	18	18	18	22	18	19	13	14	13	17	15	20	17	16	15	16	19	19	17	17	19				
диаметр стволов, см	23	23	23	21	23	25	24	29	17	19	25	22	13	13	18	14	15	13	14	13	19	15	16	13	12	11	11	14	15	12	13	15				
Подрост состав	7Е2Б1П	9Е1П+Б	4Е4П2Б	6Е3П1Б	6Е2Б2П	8Е2П+Б	8Е1П1Б	5П4Е1Б	8Е2П	8Е1П1Б	8Е1П1Б	4Е4Б2П	5Е5П	8Е2П	6Е4П+Б	8Е2П+Б	6П4Е+Б	7Е3П	4Е1П	6П3Е1Б	8Е2П+Б	8Е1Б1П	9Е1П+Б	6Е4П	5Е5П+Б	8Е1Б1П	6Б2Е2П	8Е2П+Б	9Е1П+Б	9Е1П+Б+Ос	9Е1П+Б+Ос	8Е2П+Б+Ос				
количество, тыс. шт./га	2.4	3.1	1.8	1.6	1.0	3.9	1.5	3.0	3.0	4.6	4.1	2.7	0.9	2.3	2.1	15	4.2	0.8	0.5	1.1	3.5	2.5	4.1	3.9	2.6	7.2	7.6	9.6	4.2	9.1	8.7	12.0				
Кустарниковый ярус																																				
сомкнутость крон	<0.1	<0.1	0.1	0.1	<0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	0.1	<0.1	0.2	0.1	0.3	0.2	0.3	0.1	0.2	0.2	0.2	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	<0.1	0.2	0.2	0.2	0.2				
количество стволиков, тыс. шт./га.	0.2	0.1	0.3	0.2	0.1	1.8	1.3	3.1	2.3	2.2	3.2	0.4	2.3	0.7	4.5	2.2	2.3	0.8	2.7	1.6	3.1	3.9	1.6	0.4	0.9	1.0	0.6	0.2	0.6	0.6	0.5	0.5				
высота, м	4	4	4.5	3	3	4	4	4	4	4	4	5	4	3	4.5	3	5	3.5	4	5	2.5	4	3	10	3	3	4	3	11	7	5	7				
Проективное покрытие ярусов, %																																				
травяно-кустарничковый	40	40	40	60	60	35	45	45	45	55	45	35	30	30	50	40	40	40	10	40	45	40	70	80	70	40	40	40	60	30	70	40				
мохово-лишайниковый	70	70	70	40	40	65	40	70	70	70	40	70	10	35	10	30	20	30	60	70	80	40	10	10	40	20	10	10	10	5	10	10				
Высота травяно-кустарничкового яруса, см	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20				
Число видов																																				
всего	29	33	33	31	29	38	35	34	35	31	28	40	25	22	30	28	22	26	24	24	26	24	27	35	30	32	36	39	39	38	37	38				
сосудистые	18	21	18	17	18	19	20	18	20	20	18	22	17	13	19	20	15	17	15	15	18	15	19	25	22	25	26	30	32	31	29	32				
мхи	11	12	15	14	11	19	15	16	15	11	10	18	8	9	11	8	7	9	9	9	8	9	8	10	8	7	10	9	7	7	8	6				
приуроченные к древесным остаткам	7	7	13	10	8	8	5	8	6	7	5	6	5	8	8	10	7	10	8	11	4	10	4	9	9	6	7	3	4	1	2	2				
Номер описания авторский	118-ке	218-ке	318-ке	418-ке	518-ке	1/20ке	2/20ке	3/20ке	4/20ке	5/20ке	6/20ке	7/20ке	26-УК	25-УК	10-УК	8-УК	7-УК	27-УК	24-УК	11-УК	9-УК	6-УК	5-УК	4-УК	3-УК	2-УК	1-УК	33/20	34/20	35/20	36/20	37/20				
табличный	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	a	b	c	d
Диагностические виды (д. в.) асс. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis***																																				
Dryopteris austriaca C	1	2	1	2	2	2	1	1	+	1	2	2	+	2	1	1	+	+	+	+	1	.	2	1	2	1	1	1	1	2	2	2	V	V	V	V

Hylocomiastrum umbratum	D	+	.	+	.	.	+	+	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I	.	I
Barbilophozia lycopodioides/hatcheri	D	+	.	+	.	.	+	+	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	III	I	.	I
Д. в. субасс. ***L. b.–P. a. dryopteridetosum***																																				
Gymnocarpium dryopteris	C	3	2	2	2	3	3	2	1	2	3	1	1	2	2	3	1	3	2	3	2	2	3	3	3	4	2	3	2	3	2	2	3	V	V	V	V
Sciuro-hypnum reflexum	D	+	+	+	1	2	+	+	+	1	+	.	+	1	+	1	1	1	+	1	.	.	.	1	1	1	1	1	1	+	.	1	1	V	IV	IV	V
Rubus idaeus	B	1	1	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	III	I	V
Phegopteris connectilis	C	.	+	.	.	1	1	1	.	.	1	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	1	1	.	+	+	+	+	+	+	+	III	III	I	IV
Plagiothecium denticulatum	D	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I	I	.
Д. в. вар. ***Betula pubescens***																																				
Betula pubescens	A	2	2	.	2	.	2	.	.	.	2	2	.	3	3	3	4	4	3	3	2	.	3	4	4	4	3	4	4	4	4	4	4	III	V	V	V
B. pubescens	Апв	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	1	.	+	+	+	.	.	+	+	+	+	.	+	1	1	+	+	+	+	+	V	IV	IV	IV
Milium effusum	C	.	+	.	.	.	.	.	.	r	.	.	.	1	.	2	.	1	.	+	.	.	+	1	1	+	1	1	1	2	1	1	1	I	IV	III	V
Rhytidiadelphus triquetrus	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	1	+	1	1	.	.	1	+	+	.	+	+	.	.	+	.	.	IV	IV	IV
Д. в. субвар. ***Calamagrostis purpurea***																																				
Calamagrostis purpurea	C	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	III	.	V
Viola epipsila	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	1	+	+	+	1	1	+	.	III	.	V
Melampyrum pratense	C	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	1	.	1	1	.	+	+	+	+	.	III	I	IV
M. sylvaticum	C	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	+	+	+	+	.	III	I	IV
Orthilia secunda	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	+	.	II	I	IV
Pyrola minor	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	+	+	+	.	II	.	IV
Rubus saxatilis	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	1	1	1	1	.	II	.	III
Д. в. порядка ***Piceetalia excelsae***, союза ***Piceion excelsae***																																				
Oxalis acetosella	C	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	1	1	2	2	2	2	2	1	2	1	2	2	2	1	1	2	1	V	V	V	V
Trientalis europaea	C	1	1	1	1	1	1	1	1	+	1	1	+	1	1	1	1	1	+	1	1	1	1	+	2	1	1	1	1	+	1	1	+	V	V	V	V
Luzula pilosa	C	1	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	1	+	1	+	+	+	1	.	1	.	.	.	+	1	1	+	+	+	+	+	V	IV	IV	IV
Maianthemum bifolium	C	1	1	2	1	1	1	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	1	2	2	1	1	1	1	1	V	V	V	V
Dicranum majus	D	+	.	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	IV	II	II	I
Д. в. класса ***Vaccinio-Piceetea***																																				
Pleurozium schreberi	D	3	3	3	2	3	3	3	2	2	3	2	2	2	2	1	2	2	2	1	1	2	2	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	V	V	V	V
Dicranum scoparium	D	1	1	1	1	1	1	+	1	+	+	1	1	2	2	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	1	+	+	+	+	+	V	V	V	V
Vaccinium myrtillus	C	3	2	3	2	2	3	3	4	4	3	3	3	2	1	1	2	1	.	1	2	2	2	.	+	2	1	1	1	1	1	1	+	V	V	V	V
Linnaea borealis	C	1	1	2	1	1	1	.	1	1	1	1	2	.	1	.	2	1	1	1	2	2	1	+	+	+	1	1	+	+	+	.	+	V	V	IV	V
Hylocomium splendens	D	3	3	3	2	3	3	3	4	4	3	3	3	2	2	1	2	2	2	1	3	4	2	1	1	+	+	+	.	.	+	.	.	V	IV	V	III
Lycopodium annotinum	C	1	1	1	1	1	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	1	.	1	.	.	1	+	.	+	+	1	+	+	+	+	+	.	V	IV	III	IV
Picea obovata	A	3	3	3	3	3	3	3	3	3	2	3	3	3	2	2	.	2	3	3	3	2	2	1	.	1	1	.	.	.	.	.	.	V	III	V	II
P. obovata	Апв	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	V	V	V	V
Abies sibirica	A	2	2	3	3	3	2	2	2	2	3	2	2	.	1	2	.	.	2	.	2	3	2	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	V	II	III	I
A. sibirica	Апв	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	1	1	1	+	+	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	V	V	V	V
Ptilium crista-castrensi	C	1	1	1	1	1	1	1	1	+	1	+	+	.	+	.	+	.	+	+	1	1	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	V	II	III	I
Dicranum polysetum	D	.	+	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	+	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	II	II	II	I
Прочие виды																																				
Sorbus aucuparia	B	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	3	2	3	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	+	1	2	2	2	V	V	V	V
Stellaria holostea	C	1	1	1	1	1	+	+	+	+	1	1	1	+	+	1	1	2	+	+	+	1	+	2	1	+	2	1	+	1	1	1	1	V	V	V	V
Equisetum sylvaticum	C	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	1	1	.	+	+	+	+	1	+	1	+	+	1	1	1	+	+	+	+	V	V	V	V
Polytrichum commune	D	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	V	V	V	V
Rhodobryum roseum	D	.	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	+	.	V	I	I	II

Продолжение таблицы 1

Табличный номер		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	23	24	25	26	27	28	29	30	31	32	a	b	c	d
Sciuro-hypnum starkei	D	.	.	+	+	1	+	+	+	+	.	+	+	1	1	.	.	.	.	1	.	.	+	1	1	.	.	1	1	1	1	.	1	IV	III	II	IV
S. curtum	D	.	+	.	+	+	.	.	+	+	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	.	.	.	.	.	1	.	1	1	.	III	II	I	II
Rosa acicularis	B	.	.	1	1	.	1	1	.	.	.	1	1	1	.	.	+	.	1	.	1	.	.	.	.	+	.	+	.	+	+	+	+	III	III	II	III
Polytrichastrum longisetum	D	.	.	+	.	.	+	.	+	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I	I	I
Lophozia sp.	D	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I	I	.
Deschampsia cespitosa	C	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	+	.	+	I	II	.	III
Salix caprea	B	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	2	2	.	.	.	.	.	.	.	2	.	.	.	+	2	2	2	2	I	II	I	III
Plagiomnium medium	D	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	I	I	.	II
Solidago virgaurea	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	+	+	+	.	II	.	III
Carex globularis	C	+	.	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	II	I	II	I
Aulacomnium palustre	D	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	.	.	.
Carex brunnescens	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	+	.	I	.	II
Populus tremula	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	I	.	II
P. tremula	Апв	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	I	.	II
Lonicera pallasii	B	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	r	.	.	+	+	.	I	.	II
Виды, приуроченные к валежу и порубочным остаткам																																					
Sanionia uncinata (эг, эк)		+	.	+	+	+	+	+	+	+	.			.	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	V	V	IV	V
Dicranum fuscescens (эг, эк)		+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	.	.	+	.	+	+	+	+	+	.	.	.	.	V	III	IV	III
Cladonia digitata (эф, эк)		+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	+	.	.	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	.	.	.	V	IV	IV	III
C. coniocraea (эг, эк)		+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	.	+	.	+	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	V	III	IV	II
Plagiothecium laetum (эк)		.	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	II	V	V	V
Ptilidium pulcherrimum (эф)		.	.	+	+	+	.	+	.	+	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	III	I	I	.
Cladonia cenotea (эг, эк)		.	+	.	.	+	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	III	I	I	I
C. squamosa (эг, эк)		+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	.	.	+	+	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	I	III	III	I
C. chlorophaea s. str. (эг, эк)		.	+	+	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	+	.	.	+	.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	II	.
C. fimbriata (эк, эг)		.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	+	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	II	I	II	.
Tetraphis pellucida (эк)		.	+	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	.	II	II	II	II

Примечание. С I классом постоянства отмечены: *Avenella flexuosa* 13 (+), 24 (+); *Botrychium multifidum* 29 (+); *Brachythecium campestre* 15 (+), 23 (+); *B. salebrosum* 2 (+), 4 (+), 22 (1); *Carex digitata* 2 (+), 15 (+), 16 (+), 26 (+); *Cephalozia* sp. 9 (+); *Chamaenerion angustifolium* 7 (1); *Cirriphyllum piliferum* 6 (+); *Cirsium heterophyllum* 25 (1); *Climacium dendroides* 32 (+); *Crepis paludosa* 28 (+); *Dicranum flexicaule* 12 (+); *Dryopteris carthusiana* 7 (+), 10 (+); *Fragaria vesca* 2 (+), 23 (+), 24 (+); *Geranium sylvaticum* 28 (+); *Goodyera repens* 9 (+), 12 (+), 16 (+), 21 (+); *Juniperus communis* 12 (+); *Padus avium* 30 (+); *Plagiomnium cuspidatum* 15 (+); *P. ellipticum* 8 (+), 31 (+); *P.* sp. 15 (+); *Plagiothecium curvifolium* 18 (+), 22 (+); *P. medium* 6 (+); *Pohlia* sp./*Bryum* sp. 3 (+), 20 (+), 25 (+); *Polytrichastrum pallidisetum* 6 (+); *Polytrichum juniperinum* 4 (+), 27 (+); *Ranunculus repens* 29 (+); *Rubus arcticus* 9 (+); *Sphagnum angustifolium* 1 (+); *S. russowii* 2 (+), 7 (+); *Stellaria graminea* 23 (+); *S. longifolia* 2 (+); *Vaccinium vitis-idaea* 1 (+); *Vicia sepium* 32 (+). **Виды, приуроченные к валежу и порубочным остаткам**: *Amblystegium serpens* (эг, эф) 18 (+); *Bacidia* sp. 14 (+), 22 (+); *Biatora ocelliformis* (эф) 22 (+); *Cetraria islandica* (эг, эк) 18 (+); *Cladonia arbuscula* (эг) 5 (+); *C. botrytis* (эк) 3 (+), 25 (+); *C. cornuta* (эг) 17 (+), 26 (+); *C. crispata* (эг) 6 (+), 24 (+); *C. grayi* (эг) 16 (+); *C. norvegica* (эк) 3 (+), 19 (+), 24 (+); *C. ochrochlora* (эг) 10 (+); *C. polydactyla* (эк) 5 (+), 11 (+); *C. rangiferina* (эг) 6 (+), 20 (+); *C. sulphurina* (эг) 3 (+), 17 (+); *Dimerella pineti* (эк) 8 (+), 14 (+), 26 (+); *Hypogymnia physodes* (эф, эк) 4 (+), 25 (+), 27 (+); *Micarea prasina* (эк) 18 (+), 19 (+); *Mycobilimbia* sp. 2 (+), 8 (+); *Nephroma bellum* (эф) 16 (+), 20 (+); *Parmeliopsis hyperopta* (эф, эк) 4 (+); *Peltigera membranacea* (эг, эк) 20 (+); *P. neopolydactyla* (эг) 1 (+); *P. polydactylon* (эг, эк) 22 (+); *Pohlia nutans* (эг) 1 (+), 8 (+), 16 (+), 21 (+), 24 (+); *Radula complanata* (эф) 3 (+); *Rinodina* sp. 14 (+); *Vulpicida pinastri* (эф, эк) 3 (+), 4 (+), 20 (+), 22 (+).

Местонахождение. **1**–**12** — пробная площадь 4, ненарушенный ельник мелкотравно-чернично-зеленомошный (дата описаний: **1**–**5** — 11.07.2018; **6**–**12**— 14.07.2020); **13**–**32** — пробная площадь 3, 48(49)-летняя вырубка ельника мелкотравно-чернично-зеленомошного (дата описаний: **13**, **14**, **18**, **19** — 18.07.2019; **15**, **16**, **20**, **21** — 16.07.2019; **17**, **22**–**27** — 15.07.2019; **28**–**32** — 17.07.2020).

Здесь и в табл. 2–4. Яруса: A — древесный, $A_{пв}$ — подрост и всходы древесных растений, B — кустарниковый, C — травяно-кустарничковый, D — мохово-лишайниковый. Эколого-субстратные группы мхов и лишайников, приуроченных к валежу и порубочным остаткам: эг — эпигеид, эк — эпиксил, эф — эпифит. Технологический элемент: п — пасечные участки, пв — пасечный волок, мв — магистральный волок. Показатели экологических факторов вычислены по шкалам Г. Элленберга (Ellenberg et al., 1991).

Автор описаний — И. А. Лиханова.

В подлеске сохраняется *Sorbus aucuparia*, но количество стволиков, по сравнению с 17(18)-летней вырубкой, значительно уменьшается. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП 10–50 %) содоминируют *Vaccinium myrtillus* и *Gymnocarpium dryopteris*, значительно обилие и других видов, характерных для коренного ельника, — *Dryopteris expansa*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*. За счет значительного участия *Betula pubescens* в составе древостоя отмечены травы — *Carex digitata*, *Milium effusum*, *Stellaria holostea* и др. Проективное покрытие мохового покрова на территории пасеки значительно выше (до 30–80 %), чем на пасечных волоках (10–35%), где мхи угнетены из-за образования плотной подстилки из листового опада березы. Среди наиболее обильных видов — *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, константны *Polytrichum commune*, *Sciuro-hypnum reflexum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*. За счет уменьшения освещенности и сгнивания порубочных остатков (период разложения стволов ели до стадии мацерации в таежной зоне — 45–50 лет (Storozhenko, 2014)) видовое разнообразие лишайников по сравнению с 17(18)-летними вырубками резко уменьшается, сохраняются эпифиты и эпиксилы, эпигейные виды исчезают.

Число видов в сообществах — 22–30, в среднем — 25.

Субвар. ***Calamagrostis purpurea*** (табл. 1, оп. 23–32; рис. 4).

Диагностические виды: *Calamagrostis purpurea*, *Melampyrum pratense*, *M. sylvaticum*, *Orthilia secunda*, *Pyrola minor*, *Rubus saxatilis*, *Viola epipsila*.

Субвариант характеризует сообщества магистральных волоков в пятом десятилетии сукцессии. Сообщества приурочены к свежим (F 5.1–5.4), с низким и средним содержанием азота (N 3.9–4.3), кислым (R 3.4–3.9) почвам. Явных признаков поверхностного оглеения почв не наблюдается. Преобладают теневыносливые растения (L 4.8–5.4). По сравнению с коренными ельниками статистически значимо выше значения параметров «влажность почв» (U — 113; p — 0.000), «освещенность» (U — 93; p — 0.025) и «кислотность» (U — 105.5; p — 0.002). Хорошо выражены колеи от воздействия лесозаготовительной техники. Густота древостоя составляет 2.6 тыс. шт./га, высота — 17.5 м, диаметр — 13 см. Состав древостоя — 10Б с незначительной примесью *Picea obovata* и *Abies sibirica*. Индекс рассеяния (7) свидетельствует о контагиозности в размещении древостоя. Кустарниковый ярус представлен *Sorbus aucuparia*. В травяно-кустарничковом ярусе (ПП 30–80 %) преобладает *Gymnocarpium dryopteris*, обильны *Dryopteris expansa*, *Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Vaccinium myrtillus*. Как индикаторы повышенного увлажнения присутствуют *Calamagrostis purpurea*, *Viola epipsila*. Покрытие мохового яруса невысокое (в основном 10 %) из-за образования листового опада березы и хорошо развитого травяно-кустарничкового яруса. Среди мхов константны *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Rhytidiadelphus triquetrus*, *Sciuro-hypnum reflexum*.

Число видов в сообществах — 27–39, в среднем — 35.

Асс. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae*** ass. nov. hoc loco (табл. 2).

Номенклатурный тип (holotypus hoc loco) — оп. 16 (авторский номер 26п/20), Республика Коми, Усть-Куломский р-н, 2-летняя вырубка ельника мелкотравно-чернично-зеленомошного, на месте пасечного участка (61.84083° с. ш., 54.33778° в. д.), 16.07.2020, автор — И. А. Лиханова.

Диагностические виды: *Aulacomnium palustre*, *Calamagrostis purpurea*, *Carex globularis*,

Рис. 4. Сообщества субасс. *Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum* вар. *Betula pubescens* субвар. *Calamagrostis purpurea*.

Community of subass. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** var. ***Betula pubescens*** subvar. ***Calamagrostis purpurea*.**

Таблица 2

Ассоциация *Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae*

Association ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae***

Субассоциация	*typicum* (a)																*avenellosum flexuosae* (b)											Постоянство		
Технологический элемент	пв	пв	пв	пв	пв	пв	пв	пв	пв	п	п	п	п	п	п	п	пв	пв	пв	пв	пв	п	п	п	п	п	п			
Экологические факторы																														
L (освещенность)	5.5	5.3	5.4	5.8	5.2	5.6	5.5	5.1	5.5	5.5	5.6	5.0	5.6	5.2	5.5	4.9	6.2	6.2	6.0	6.0	5.6	5.8	5.9	6.2	5.7	5.5	5.6			
F (увлажнение почвы)	5.3	5.5	5.2	5.3	5.2	5.2	5.2	5.5	5.5	5.3	5.2	5.4	5.4	5.6	5.9	5.7	5.0	4.8	5.1	5.2	5.2	5.2	5.4	5.6	5.3	5.6	5.4			
R (кислотность почвы)	3.2	3.2	3.2	3.1	3.4	3.2	3.0	3.1	3.2	3.2	3.2	3.2	2.9	2.9	2.9	3.1	2.8	2.9	3.0	2.9	2.9	3.0	3.1	2.8	3.0	2.8	3.0			
N (богатство почвы азотом)	4.1	3.8	4.1	4.1	4.3	3.8	4.0	3.9	3.9	3.6	3.9	3.8	3.2	3.8	4.3	3.8	3.3	3.6	4.1	3.2	3.8	3.4	3.5	2.9	3.6	3.4	3.6			
Древостой																														
состав	4Е3Б3П	8Е3П	–	6Е3Б1П	5Е5П	–	–	–	–	7П3Е	7Е3П	8Е1Б1П	7Е2П1Б	9Е1П+Б	8Е2П	9Е1Б	5Е4Б1П	8Б2Е	10Б+П	7Б2П1Е	9Б1Е+П	5П4Б1Е	7Е2П1Б	6Е3Б1П	7Е2П1Б	5Б3Е2П	5П3Е2Б			
сомкнутость крон	<0.1	<0.1	0	<0.1	<0.1	0	0	0	0	0.2	0.2	0.2	0.1	0.1	<0.1	0.1	0.2	0.2	0.2	0.2	0.2	0.3	0.4	0.5	0.5	0.5	0.5			
количество, тыс. шт./га	0.4	0.7	0.0	0.6	0.4	0.0	0.0	0.0	0.0	2.5	1.7	4.1	1.4	4.3	2.5	1.1	2.9	8.2	4.9	3.8	3.6	3.8	6.7	11.7	4.4	9.2	7.0			
высота, м	2	2	–	2	2	–	–	–	–	4	3	3	2	2	4	4	3	4	4	4	5	6	5	4	6	5	6			
диаметр стволов, см	2	2	–	2	2	–	–	–	–	4	4	3	2	2	4	4	4	4	4	5	6	8	5	4	8	5	7			
Подрост																														
состав	6П4Е	5Б3Е2П	6Б4Е	7Б2П1Е	7Б2Е1П	7Б3Е+П	8Б1П1Е	9Б1Е	10Б	6П4Б+Е	6Б3Е1П	7Е3Б+П	5Б4П1Е	6Е4Б	6П3Е1Б	7Б2П1Е	5Е5Б	6Б4Е	9Б1Ос	10Б	8Б1П1Е	5П3Е2Б	7Е3Б	6Б4Е	5П4Е1Б	5Б5Е	49Б1Е+П			
количество, тыс. шт./га	5.6	8.3	3.2	15	16	5.3	10	9.6	4	9.2	3.3	11	6.2	4.9	6.7	6.8	2.2	1.9	2	2	1.1	0.9	1.2	9.2	2	4.4				
Кустарниковый ярус	<0.1	<0.1	–	0.1	–	<0.1	0.1	0.1	0.1	0.2	0.1	0.1	0.1	<0.1	<0.1	<0.1	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	0.2	0.1	0.2	0.1	0.1			
сомкнутость крон																														
количество стволиков, тыс. шт./га.	0.3	0.2	–	1.7	–	1.1	2.5	3.9	3.6	1.4	0.6	1.4	1.6	0.6	2.4	2.0	6.5	6.4	1.1	11.0	9.8	7.6	7.0	2.7	9.0	1.2	3.9			
высота, м	2	4	–	2	–	1	1	1	2	4	5	4	2	2	1	1	2	2	3	2	3	3	2	2	2	2	4			
Проективное покрытие ярусов, %																														
травяно-кустарничковый	15	20	20	15	5	15	10	40	50	10	40	40	20	20	50	25	10	5	30	10	30	10	10	5	10	10	40			
мохово-лишайниковый	30	60	10	30	20	30	30	20	20	80	60	60	80	80	90	45	95	80	60	70	80	90	95	95	95	90	95			
Проективное покрытие порубочных остатков, %	70	20	70	50	80	60	70	45	30	5	5	2	3	1	1	2	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–			
Высота травяно-кустарничкового яруса, см	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	20	30	20	20	20	20	20	20	20	30	20	20			
Число видов																														
всего	25	20	20	26	22	26	28	24	30	22	27	21	25	23	21	26	24	24	32	26	29	35	24	23	29	27	27			
сосудистые	15	12	15	15	14	18	19	16	18	14	20	14	17	17	15	18	15	15	17	18	21	22	18	14	17	19	19			
мхи	10	8	5	11	8	8	9	8	12	8	7	7	8	6	6	8	9	9	15	8	8	13	6	9	12	8	8			
приуроченные к древесным остаткам	10	1	6	8	–	–	5	–	2	1	10	7	4	4	0	1	18	16	21	21	18	17	22	16	22	15	12			
Номер описания																														
авторский	41-УК	39-УК	37-УК	30а-УК	29-УК	18пв/20	20пв/20	25пв/20	30пв/20	31-УК	36-УК	40-УК	28-УК	17п/20	19п/20	26п/20	14-УК	16-УК	12-УК	13пв/20	15пв/20	118-Ук	17-УК	15-УК	13-УК	14п/20	16п/20			
табличный	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16*	17	18	19	20	21	22	23	24	25*	26	27	a	b	acc.
Диагностические виды (д. в.) асс. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpurea***																														
Carex globularis C	2	2	+	2	.	2	1	3	2	+	+	.	2	2	3	2	1	.	2	2	1	1	1	1	2	2	1	V	V	V
Polytrichum commune D	1	2	1	2	1	2	1	1	2	2	2	2	3	3	4	3	2	1	1	2	2	3	3	5	4	3	3	V	V	V
Calamagrostis purpurea C	2	.	1	+	+	+	.	1	1	.	2	2	+	+	.	+	1	1	+	1	1	.	+	+	.	+	+	IV	V	IV
Chamaenerion angustifolium C	+	.	+	+	+	+	+	+	+	.	+	.	.	+	+	.	1	+	1	+	1	+	+	.	+	+	+	IV	V	IV

Aulacomnium palustre	D	+	2	.	+	+	.	.	.	+	+	+	+	+	.	.	1	+	1	+	+	+	+	.	+	+	+	+	IV	V	IV
Sphagnum angustifolium	D	1	+	.	+	.	.	.	+	1	1	.	.	+	.	1	1	+	.	+	.	.	.	.	+	+	.	.	III	II	III
Д. в. субасс. ***A. p.–C. p. avenelletosum flexuosae***																															
Avenella flexuosa	C	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	1	2	1	1	1	1	1	+	1	.	I	V	II
Rubus arcticus	C	+	.	+	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	1	.	1	.	+	1	.	+	1	+	+	II	IV	III
Gymnocarpium dryopteris	C	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	+	.	+	1	+	1	1	+	.	1	.	1	I	IV	II
Д. в. порядка ***Piceetalia excelsae***, союза ***Piceion excelsae***																															
Oxalis acetosella	C	1	1	1	1	1	+	+	1	1	1	1	2	1	1	1	1	.	1	1	.	1	+	+	.	1	1	1	V	IV	V
Trientalis europaea	C	+	.	.	+	+	+	+	+	1	.	+	.	+	+	.	+	1	+	1	1	1	+	+	+	1	1	1	IV	V	V
Luzula pilosa	C	.	2	+	+	+	+	+	1	1	+	+	2	+	+	+	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	V	I	III
Maianthemum bifolium	C	.	.	.	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	+	.	+	+	+	.	+	1	+	+	.	+	1	1	II	V	III
Stellaria longifolia	C	.	.	.	+	.	+	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	II	I	I
Д. в. класса ***Vaccinio-Piceetea***																															
Pleurozium schreberi	D	2	3	1	2	1	2	2	1	1	2	2	2	3	2	1	2	4	4	4	3	3	3	3	2	2	2	2	V	V	V
Hylocomium splendens	D	2	3	2	2	2	2	1	1	2	3	3	2	2	2	1	2	2	1	1	2	1	2	2	2	2	2	3	V	V	V
Dicranum scoparium	D	+	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	1	+	1	+	+	+	+	+	+	V	V	V
Linnaea borealis	C	+	1	1	+	+	+	+	+	+	1	1	2	2	1	+	+	1	1	.	+	+	1	+	+	1	1	+	V	V	V
Vaccinium myrtillus	C	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	1	1	1	+	+	+	1	1	1	1	1	1	2	1	1	2	2	V	V	V
V. vitis-idaea	C	+	+	+	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	.	2	+	1	1	+	1	1	1	+	V	V	V
Ptilium crista-castrensi	C	2	2	+	1	+	1	+	+	+	2	1	2	2	2	1	+	.	.	1	+	.	1	1	1	1	1	+	V	IV	V
Lycopodium annotinum	C	+	+	+	.	1	+	+	.	+	1	+	1	1	1	+	+	.	1	.	+	+	+	+	.	.	+	+	V	IV	IV
Picea obovata	A	1	1	.	1	1	.	.	.	.	2	2	2	2	2	1	1	2	2	.	2	2	2	3	3	3	2	2	IV	V	IV
P. obovata	Апв	1	1	1	1	1	1	+	+	.	+	+	1	+	1	+	+	1	+	.	.	.	+	1	1	1	1	+	V	IV	V
Abies sibirica	A	1	+	.	+	1	.	.	.	.	2	2	1	1	1	1	.	1	.	1	1	1	2	2	2	2	2	3	IV	IV	IV
A. sibirica	Апв	1	+	.	1	+	+	+	.	.	1	+	+	+	.	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	+	IV	II	III
Dicranum polysetum	D	+	.	.	.	+	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	1	+	+	.	.	II	V	III
Прочие виды																															
Betula pubescens	Апв	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	+	+	+	1	1	1	1	.	+	1	1	+	1	1	V	V	V
B. pubescens	A	1	.	.	1	.	.	.	.	.	.	.	1	1	+	.	+	2	2	3	2	2	2	2	3	1	2	2	II	V	IV
Equisetum sylvaticum	C	+	+	+	+	+	+	+	1	+	+	+	+	+	1	+	1	1	+	1	+	1	1	1	1	1	1	1	V	V	V
Sorbus aucuparia	B	1	1	1	2	.	1	2	1	2	2	2	2	2	1	1	.	2	2	2	2	2	3	2	2	2	2	2	V	V	V
Rosa acicularis	B	.	.	1	1	.	.	+	+	+	.	2	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	1	.	.	.	+	+	III	III	III
Sciuro-hypnum curtum	D	+	.	.	+	+	.	+	.	.	.	.	+	+	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	III	I	II
Melampyrum pratense	C	.	.	.	.	.	+	+	+	+	.	.	.	.	+	+	+	.	.	.	.	.	+	.	.	1	.	.	III	I	II
Polytrichum juniperinum	D	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	.	+	.	.	+	.	.	I	III	II
Sphagnum girgensohnii	D	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	1	.	.	.	.	.	2	1	II	II	II
S. russowii	D	.	+	.	+	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	II	I	II
Ceratodon purpureus	D	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	II	I
Melampyrum sylvaticum	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	.	+	.	II	I
Виды, приуроченные к валежу и порубочным остаткам																															
Pohlia nutans (эг)		+	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	.	.	+	+	I	V	III
Cladonia cenotea (эг, эк)		+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	I	V	III
C. cornuta (эг)		.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	+	.	.	+	1	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	I	V	III
C. phyllophora (эг)		+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	I	V	III
C. arbuscula (эг)		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	V	III
C. rangiferina (эг)		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	V	III
C. mitis (эг)		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	V	III
C. chlorophaea s. str. (эг, эк)		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	.	V	II
C. gracilis subsp. *turbinata* (эг)		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	1	+	+	+	+	.	+	+	+	.	V	II
C. digitata (эф, эк)		+	.	+	+	.	.	+	.	.	+	+	.	+	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	III	IV	III
C. coniocraea (эг, эк)		.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	I	IV	III
C. crispata (эг)		.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	+	+	+	+	.	+	+	+	.	IV	II

Продолжение таблицы 2

Табличный номер	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16*	17	18	19	20	21	22	23	24	25*	26	27	a	b	acc.
Cladonia fimbriata (эк, эг)	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	1	+	+	+	·	·	+	+	+	·	IV	II
C. sulphurina (эг)	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+	+	+	+	+	·	+	+	·	+	·	I	IV	II
C. botrytis (эк)	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	+	+	·	·	·	·	·	+	·	III	II
Dicranum fuscescens (эг, эк)	+	·	·	+	+	·	+	·	·	+	·	+	·	+	·	·	·	+	·	·	·	+	·	·	+	·	·	III	II	III
Plagiothecium laetum (эк)	+	·	+	+	·	·	·	·	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	II	I	II
Cladonia bacilliformis (эк)	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	+	·	·	+	·	+	·	·	II	I	I
C. cyanipes (эг)	·	·	+	·	+	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·	·	II	I	I
Ptilidium pulcherrimum (эф)	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	II	I	I
Vulpicida pinastri (эф, эк)	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·	+	·	+	·	·	·	+	·	+	·	I	II	II
Cladonia squamosa (эг, эк)	+	·	+	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·	I	II	I
C. deformis (эг, эк)	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	1	·	+	·	·	·	·	1	·	+	+	·	II	I
C. grayi (эг)	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	II	I
C. ochrochlora (эг)	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	·	+	·	+	·	+	·	·	·	II	I
C. gracilis subsp. *gracilis* (эг, эк)	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	+	·	·	·	II	I
Trapeliopsis granulosa (эг, эк)	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II	I

Примечание. С I классом постоянства отмечены: *Barbilophozia lycopodioides/hatcheri* 27 (+); *Brachythecium campestre* 25 (+), 26 (+); *Calamagrostis lapponica* 4 (+), 11 (+), 13 (+); *C. neglecta* 11 (+); *Carex brunnescens* 6 (+); *Cirsium heterophyllum* 19 (1); *Deschampsia cespitosa* 18 (+), 20 (+); *Dicranum flexicaule* 4 (+), 19 (+); *D. majus* 21 (+), 22 (+); *Diphasiastrum complanatum* 21 (+), 22 (+); *Dryopteris austriaca* 10 (1), 13 (1), 16 (1); *D. carthusiana* 5 (1), 10 (1); *Juncus filiformis* 23 (1); *Milium effusum* 9 (+); *Plagiothecium denticulatum* 1 (+), 10 (+); *Pohlia* sp./*Bryum* sp. 9 (+), 19 (+), 25 (+); *Polytrichum strictum* 18 (+), 19 (+), 21 (+); *Populus tremula* 19 (+); *Rubus idaeus* 7 (+), 19 (1); *Sciuro-hypnum reflexum* 19 (+), 22 (+); *S. starkei* 2 (+), 3 (+), 11 (+), 22 (+); *Sphagnum capillifolium* 6 (+), 7 (+). **Виды, приуроченные к валежу и порубочным остаткам:** *Cetraria islandica* (эг, эк) 20 (+); *Cladonia carneola* (эк, эг) 19 (+), 24 (+); *C. macilenta* (эк) 19 (+), 23 (+); *C. pleurota* (эг) 20 (+), 25 (+); *C. uncialis* (эг) 23 (+); *Dimerella pineti* (эк) 1 (+); *Hypogymnia physodes* (эф, эк) 23 (+); *Micarea* sp. 4 (+); *Parmeliopsis ambigua* (эф, эк) 20 (+); *Parmeliopsis hyperopta* (эф, эк) 1 (+), 11 (+), 22 (+), 25 (+); *Placynthiella icmalea* (эк) 20 (+); *P. uliginosa* (эк) 23 (+), 25 (+); *Saninonia uncinata* (эг, эк) 12 (+), 22 (+), 25 (+); *Tetraphis pellucida* (эк) 4 (+), 23 (+).

Местонахождение. **1–16** – пробная площадь 1, 1(2)-летняя вырубка ельника мелкотравно-черничного (дата описаний: **1–3**, **11**, **12** – 17.09.2019; **4**, **5**, **10**, **13** – 16.09.2019; **6–9**, **14–16** – 16.07.2020); **17–27** – пробная площадь 2, 17(18)-летняя вырубка ельника мелкотравно-чернично-зеленомошного (дата описаний: **17–19**, **23–25** – 17.07.2019; **20**, **21**, **26**, **27** – 15.07.2020; **22**– 10.07.2018).

*– номенклатурный тип субассоциации.

Автор описаний – И. А. Лиханова.

Chamaenerion angustifolium, *Polytrichum commune*, *Sphagnum angustifolium*.

Ассоциация объединяет «молодые» (период сукцессии 1(2)–17(18) лет после рубки) производные сообщества, сформировавшиеся на месте основных технологических элементов вырубки — пасек, пасечных волоков. Отсутствие сформированного древесного полога приводит к увеличению освещенности, повышению температуры и влажности почвы; вариабельности данных параметров (Keenan, Kimmins, 1993; Ilchukov, 2003; Dymov, 2017). Возобновление древостоя происходит за счет подроста *Abies sibirica*, *Betula pubescens*, *Picea obovata* предварительной и последующих генераций. Кустарниковый ярус формируется из *Sorbus aucuparia*. В связи с сильным изменением экотопических условий после рубки практически исчезают диагностические виды исходных асс. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis*** и субасс. ***L. b.–P. a. dryopteridetosum***, но сохраняются таковые класса ***Vaccinio–Piceetea*** и порядка ***Piceetalia excelsae***. Травяно-кустарничковый ярус (ПП варьирует от 5 до 50 %) формируют в основном лесные виды, хотя их обилие, по сравнению с коренным ельником, как правило, сильно уменьшается. Увеличивают обилие и/или встречаемость *Calamagrostis purpurea*, *Carex globularis*, *Chamaenerion angustifolium*, *Vaccinium vitis-idaea*. В мохово-лишайниковом ярусе (ПП варьирует от 10 до 95 %) сохраняются лесные мхи (*Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*), появляются *Aulacomnium palustre*, *Sphagnum angustifolium*, значительно увеличивает покрытие *Polytrichum commune*, что связано как с увеличением влажности, так и с большей толерантностью данного вида к смене освещенности.

Число видов в сообществах — 20–35, в среднем 25.

Описанные сообщества имеют сходство с фитоценозами первой стадии заболачивания ельников группы ***Hylocomiosa***, описанными А. А. Корчагиным (Korchagin, 1940) в рамках асс. ***Piceetum globulari-caricoso-myrtillosum*** (ельник осоково-черничный). Для них характерно доминирование в травяно-кустарничковом ярусе *Vaccinium myrtillus* и *Carex globularis*, в моховом — зеленых мхов (ПП 65–85 %), при постоянстве *Polytrichum commune* (ПП 10–15 %) и сфагнов (ПП 5–20 %) — *Sphagnum angustifolium* и *S. girgensohnii*. Однако в описанных нами фитоценозах отсутствует сформированный древесный полог, значительно меньше обилие черники, много светолюбивых видов, в том числе отсутствующие в сообществах асс. ***Piceetum globulari-caricoso-myrtillosum*** *Calamagrostis*

purpurea, *Chamaenerion angustifolium*, *Aulacomnium palustre* и др.

В рамках асс. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae*** выделены 2 субассоциации — ***typicum*** и ***avenelletosum flexuosae***.

Субасс. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae typicum*** subass. nov. hoc loco (табл. 2, оп. 1–16; рис. 5).

Номенклатурный тип соответствует таковому ассоциации.

Собственных диагностических видов не имеет.

Субассоциация объединяет фитоценозы пасечных участков и пасечных волоков 1(2)-летней вырубки, характеризующиеся сильным обеднением видового состава по сравнению с коренными ельниками субасс. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** (соответственно 50 и 62 вида). Сообщества приурочены к кислым (R 2.9–3.4), с низким и средним содержанием азота (N 3.2–4.3), свежим (F 5.2–5.9) почвам. По сравнению с коренными ельниками статистически значимо увеличивается влажность почв (U (критерий Манна–Уитни) — 187; p (уровень значимости) — 0.000), что обуславливает уменьшение показателя «кислотность» (U — 4.5; p — 0.000), увеличение мощности подстилки (6.0±1.2 см (n=10)). Явные признаки поверхностного оглеения почв не отмечены. Преобладают теневыносливые растения (L 4.9–5.8). По сравнению с коренными ельниками статистически значимо увеличивается значение показателя «освещенность» (U — 176; p — 0.000). Нанорельеф обусловлен антропогенным воздействием. На менее нарушенных (в связи с отсутствием воздействия лесозаготовительной техники на почву) пасечных участках отмечено 2.4 тыс. шт./га крупного подроста высотой 2–4 м, в котором по составу преобладает *Picea obovata* (в среднем 6 единиц). Количество среднего и мелкого подроста (высотой до 1.5 м) составляет 6.9 тыс. шт./га. В нем по составу преобладает *Betula pubescens* (в среднем 4 единицы). На пасечных волоках, в связи с большей степенью нарушенности и захламленности, по сравнению с пасекой, количество крупного подроста значительно меньше (0–0.7 шт./га). Количество мелкого и среднего (в основном *Betula pubescens*) — 8.6 тыс. шт./га. На пасеке ПП травяно-кустарничкового яруса в среднем — около 30 %, мохового покрова — 70 %, на пасечном волоке из-за значительного покрытия территории порубочными остатками ПП снижалось до 20 % и 30 % соответственно. Травяно-кустарничковый ярус представлен *Carex globularis*, *Linnaea borealis*, *Luzula pilosa*, *Oxalis acetosella* и др. В моховом покрове содоминируют *Pleurozium schreberi*, *Hylocomium splendens*, *Polytrichum commune*. Зеленые мхи имеют угнетенный вид.

Число видов в сообществах — 20–30, в среднем — 24.

Субасс. ***A. p.–C. p. typicum*** близка к черничнобрусничной ассоциации, описанной Н. Г. Улановой (Ulanova, 2006), характеризующей фитоценозы малонарушенных территорий после рубки ельников чернично-сфагновых и черничных. Флористический состав асс. чернично-брусничной сохраняется близким к исходному, однако соотношения обилия видов меняются. Среди диагностических видов ассоциации Н. Г. Улановой отмечены *Dicranum polysetum*, *D. scoparium*, *Linnaea borealis*, *Melampyrum pratense*, *Pleurozium schreberi*, *Vaccinium myrtillus*, *V. vitis-idaea*, являющиеся также диагностическими класса ***Vaccinio–Piceetea***. Однако отсутствие полных геоботанических описаний не позволяет провести сравнительный анализ видового состава фитоценозов субасс. ***A. p.–C. p. typicum*** и асс. чернично-брусничной. Согласно типологии, разработанной И. С. Мелеховым с соавт. (Melekhov et al., 1965), описанные вырубки ельников мелкотравно-чернично-зеленомошных имеют большее сходство с долгомошными вырубками.

Рис. 5. Сообщество субасс. / Community of subass. *Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureaee typicum*.

Субасс. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae avenelletosum flexuosae*** subass. nov. hoc loco (табл. 2, оп. 17–27; рис. 6).

Номенклатурный тип (holotypus hoc loco) — оп. 25 (авторский номер 13-УК), Республика Коми, Усть-Куломский р-н, 17-летняя вырубка ельника мелкотравно-чернично-зеленомошного, на месте пасечного участка (61.99389° с. ш., 54.14778° в. д.), 17.09.2019, автор — И. А. Лиханова.

Диагностические виды: *Avenella flexuosa*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Rubus arcticus*.

Субассоциация объединяет обогащенные светолюбивыми видами фитоценозы пасеки и пасечных волоков 17(18)-летней вырубки. Сообщества приурочены к кислым (R 2.8–3.1), с низким и средним содержанием азота (N 2.9–4.1), свежим (F 4.8–5.6) почвам. По сравнению с коренными ельниками статистически значимо увеличивается влажность почв (U — 100; p — 0.037), что морфологически выражается в незначительном увеличении мощности подстилки (5.5±1.2 см (n=10)) и потечности гумуса. С увеличением гидроморфизма связано уменьшение показателя «кислотность» (U — 0.0; p — 0.000). Морфологические признаки поверхностного оглеения почв не выявлены. Преобладают теневыносливые и светолюбивые растения (L 5.5–6.2). По сравнению с коренными

ельниками статистически значимо увеличивается значение показателя «освещенность» (U — 132; p — 0.000). Нанорельеф формируют полуразложившиеся порубочные остатки. Количество деревьев формирующегося древостоя на месте пасеки в среднем — 7.8 тыс. шт./га, высота — около 5 м, диаметр стволов — 6 см. Сомкнутость крон достигает 0.5. В составе древостоя преобладает *Picea obovata* (в среднем 5 единиц по составу). Количество подроста высотой до 1.5 м составляет 3.6 тыс. шт./га. Формирующийся древостой на месте пасечных волоков (количество деревьев 4.5 тыс. шт./га) представлен в основном *Betula pubescens* (7 единиц по составу), высота — 4.5 м, диаметр — 4.5 см. Количество среднего и мелкого подроста — 1.8 тыс. шт./га. В насаждениях характерна высокая степень контагиозности размещения деревьев, о чем свидетельствуют высокий показатель индекса рассеяния (13.8). О формировании лесной среды и возвращении экотопических условий к исходным свидетельствуют увеличение обилия лесных видов (*Maianthemum bifolium*, *Oxalis acetosella*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus* и др.), появление диагностических видов субасс. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** (*Gymnocarpium dryopteris*, *Rubus idaeus*, *Sciuro-hypnum reflexum*), хотя все еще отсутствуют *Barbilophozia lycopodioides*, *B. hatcheri*, *Dryopteris expansa*, *Hylocomiastrum umbratum*, *Phegopteris connectilis*. По-прежнему значительная освещенность и повышенная влажность субстрата по сравнению с соответствующими параметрами коренных ельников обусловливают присутствие в травяно-кустарничковом ярусе (ПП от 5–10 до 30–40 %) *Avenella flexuosa*, *Carex globularis*, *Chamaenerion angustifolium*, *Equisetum sylvaticum*, *Rubus arcticus* и др. Хорошо развит моховой ярус (ПП 60–95 %), в котором содоминируют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi* и *Polytrichum commune*. Порубочные остатки зарастают эпигейными мхами и лишайниками. Видовое разнообразие последних довольно значительно, отмечены *Cladonia cenotea*, *C. chlorophaea* s. str., *C. coniocraea*, *C. gracilis* subsp. *turbinata*, *C. mitis*, *C. rangiferina* и др. Видовое разнообразие сообществ на месте пасек и пасечных волоков 17(18)-летней вырубки по сравнению с 1(2)-летней увеличивается, что согласуется с данными других исследователей (Karaziya, 1989; Ilchukov, 2003; Kryshen, 2006; Neshataev, 2017; и др.).

Число видов в сообществах — 23–35, в среднем – 27.

Рис. 6. Сообщество субасс. / Community of subass. *Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae avenelletosum flexuosae*.

Сообщество ***Carex brunnescens*** (табл. 3, оп. 1–12; рис. 7).

Диагностические виды: *Carex brunnescens* (доминант), *C. canescens*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranella cerviculata* (доминант).

Синтаксон характеризует фитоценозы магистрального волока 1(2)-летней вырубки. Сообщества приурочены к свежим и влажным (F 5.7–6.3), с низким и средним содержанием азота (N 3.5–5.6), кислым (R 2.5–2.8) грунтам. Преобладают теневыносливые и светолюбивые растения (L 6.2–6.8). По сравнению с коренными ельниками статистически значимо увеличиваются значения показателей «влажность» (U — 144; p — 0.000) и «освещенность» (U — 144; p — 0.000), уменьшается — «кислотность» (U — 0.0; p — 0.000). Нанорельеф

Рис. 7. Сообщество/ Community *Carex brunnescens*.

обусловлен воздействием лесозаготовительной техники (колеи). Несмотря на высокую представленность диагностических видов асс. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae***, включить в нее сообщество ***Carex brunnescens*** не позволяют низкое обилие диагностических видов класса ***Vaccinio–Piceetea sylvestris*** и порядка ***Piceetalia excelsae***, высокое разнообразие раннесукцессионных видов. Формирование сообществ происходит на обнаженных минеральных суглинистых почвенных горизонтах, обогащенных в разной степени разложившимися растительными остатками лесной подстилки и напочвенного покрова. Сильное уплотнение грунта сопровождается снижением его аэрации и водопроницаемости (Keenan, Kimmins, 1993), чем в свою очередь обусловливается застой воды. В связи с сильной «минерализацией» почвы магистрального волока отмечены многочисленные всходы *Betula pubescens* (18 тыс. шт./га). Они в основном сосредоточены по периферии волока; в центре, характеризующемся максимальным уплотнением и высокой влажностью грунта, растения единичны. Начинается внедрение видов рода *Salix*. Травостой (ПП от 35 до 80 %) формируют растения-индикаторы повышенного увлажнения (*Calamagrostis purpurea*, *Carex brunnescens*, *C. canescens, C. globularis*), характерные для территорий вырубок (Kryshen, 2006). Отмечены луговые и опушечные виды — *Agrostis gigantea*, *Chamaenerion angustifolium*, *Poa pratensis*. Моховой покров (ПП 10–35 %) состоит из пионерных, влаголюбивых и светолюбивых видов — *Aulacomnium palustre*, *Bryum* sp., *Ceratodon purpureus*, *Dicranella cerviculata*, *Pohlia* sp., *Polytrichum commune*, *Sphagnum angustifolium*, *S. russowii*. Лесные кустарнички, травы и мхи сохраняются на остатках подстилки.

Число видов в сообществах — 20–34, в среднем — 27.

Сообщество ***Carex brunnescens*** имеет некоторое сходство с асс. (***Picea abies–Vaccinium myrtillus***): ***Carex cinerea*** с доминированием осок и сфагновых мхов (Kryshen, 2006) на территории вырубок ельников черничных при нарушении естественного стока. Однако видовой состав ее отличается от описанных нами сообществ присутствием осок — *Carex acuta*, *C. cespitosa*, *C. echinata*, *C. elongata*, *C. nigra*, *C. rostrata*, *C. vesicaria*, что связано с приуроченностью фитоценозов к более влажным субстратам. Сообщество ***Carex brunnescens*** сходно по видовому составу и структуре травяно-кустарничкового яруса (высокое обилие *Carex canescens*, C. *globularis*) и мохового покрова (присутствие видов рода *Sphagnum* и *Polytrichum commune*) и с осоково-сфагновой ассоциацией, выделенной Н. Г. Улановой (Ulanova, 2006) на месте вырубок ельников сфагновых (асс. ***Rubo chamaemori–Piceetum*** К.-Lund 1962). Однако часть диагностических видов этой ассоциации (*Juncus conglomeratus*, *Carex leporina*, *C. nigra*) в сообществе ***Carex brunnescens*** отсутствует.

Сообщество ***Salix caprea*** (табл. 3, оп. 13–22; рис. 8)

Диагностические виды: *Agrostis gigantea*, *A. tenuis*, *Carex rhynchophysa*, *Deschampsia cespitosa*, *Epilobium palustre*, *Juncus filiformis*, *Populus tremula*, *Salix caprea* (доминант), *S. myrsinifolia*, *S. phylicifolia* (доминант), *Sphagnum russowii*.

Синтаксон описан на магистральном волоке 17(18)-летней вырубки. Сообщества приурочены к свежим и влажным (F 5.6–6.6), с низким и средним содержанием азота (N 3.8–4.6), кислым (R 3.2–3.5)

Рис. 8. Сообщество/ Community *Salix caprea*.

почвам. Преобладают теневыносливые и светолюбивые растения (L 6.2–6.7). По сравнению с коренными ельниками статистически значимо увеличиваются значения параметров «влажность» (U — 120; p — 0.000) и «освещенность» (U — 120; p — 0.000), уменьшается «кислотность» (U — 21.5; p — 0.000). Сохраняются колеи от воздействия лесозаготовительной техники. Для фитоценозов синтаксона характерны высокая представленность диагностических видов асс. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae*** и субасс. ***A. p.–C. p. avenelletosum flexuosae***, низкое обилие таковых видов класса ***Vaccinio–Piceetea sylvestris*** и порядка ***Piceetalia excelsae***, преобладание влаголюбивых и раннесукцессионных видов. Древостой сообществ сформирован молодыми деревьями *Betula pubescens* (средняя густота 21 тыс. шт./га). В центре волока густота древостоя может достигать 40 тыс. экз./га, при высоте березы около 2.6 м, по периферии — уменьшаться до 7 тыс. экз./га, при высоте 6 м. О возрастании степени контагиозности размещения деревьев, по сравнению с сообществами пасеки и пасечных волоков, свидетельствуют более высокий показатель индекса рассеяния (37.8). Кустарниковый ярус представлен ивами — *Salix caprea*, *S. myrsinifolia*, *S. phylicifolia*. Травяно-кустарничковый ярус (ПП 15–40 %) подавлен древостоем. Характерны растения-индикаторы избыточного увлажнения почв (*Calamagrostis purpurea*, *Carex canescens, C. rhynchophysa*, *Epilobium palustre*, *Juncus filiformis*) и виды, обычные для нарушенных местообитаний (*Chamaenerion angustifolium*, *Deschampsia cespitosa*). Лесные виды отмечены по периферии волока и на микроповышениях. Моховой покров (ПП 10–40 %) формируют *Hylocomium splendens*, *Pleurozium schreberi*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum angustifolium*, *S. girgensohnii*, *S. russowii*. К порубочным остаткам приурочены лишайниковые синузии.

Таблица 3

Сообщества *Carex brunnescens* и *Salix caprea*

Communities ***Carex brunnescens*** and ***Salix caprea***

Сообщество	*Carex brunnescens* (a)												*Salix caprea* (b)										Постоянство	
Технологический элемент	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв	мв		
Экологические факторы																								
L (освещенность)	6.4	6.4	6.2	6.4	6.4	6.8	6.2	6.5	6.6	6.3	6.4	6.6	6.6	6.5	6.5	6.7	6.5	6.5	6.4	6.5	6.2	6.4		
F (увлажнение почвы)	6.1	6.0	6.3	6.3	6.1	5.9	5.9	6.2	5.9	6.2	5.7	5.9	6.1	6.6	5.8	6.3	6.5	5.9	6.0	5.9	5.7	5.6		
R (кислотность почвы)	2.8	2.7	2.6	2.6	2.7	2.7	2.7	2.7	2.6	2.5	2.6	2.8	3.5	3.3	3.2	3.4	3.4	3.2	3.2	3.3	3.3	3.3		
N (богатство почвы азотом)	3.9	3.8	3.5	3.7	4.0	5.6	4.1	4.7	4.0	4.0	4.6	4.5	3.8	3.9	3.8	4.0	3.9	4.2	3.9	4.6	4.2	4.4		
Древостой																								
состав	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9Б1Ос+Е	8Б1Е1Ос	10Б+Ос+Е	10Б+Ос+С	8Б1Ос1Е	10Б+Е+Ос	8Б2Е	10Б	10Б	10Б+Ос		
сомкнутость крон	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.7	0.6	0.6	0.7	0.7		
количество, тыс. шт./га	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	26.7	22.0	27.2	25.6	36.0	15.2	7.0	9.1	23.8	17.0		
высота, м	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	3	4	4	3	4	6	6	5	5		
диаметр стволов, см	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	2	2	3	2	2	3	4	4	3	3		
Подрост																								
состав	10Б+Е	10Б	10Б	10Б+Е	10Б	10Б+Е+Ос	10Б+Е	10Б	10Б+Е	10Б	10Б+Е	10Б	10Б+Е+Ос+П	10Б+Е+Ос+П	10Б+Е+П+С	10Б+Ос+Е	9Б1Е+Ос+С+П	10Б+Ос+Е	9Б1Е	10Б+Ос+Е	10Б+С	8Б2Ос		
количество, тыс. шт./га	29	18	23	18	28	18	33	16	9	18	10	3	22	33	22	35	25	4	3	10	7	7		
Кустарниковый ярус																								
сомкнутость крон	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	0.2	0.2	0.2	0.3	0.3	0.2	0.2	0.1	0.2	0.2		
количество стволиков, тыс. шт./га.	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	9	8	10	12	16	15	9	1	10	9		
высота, м	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	3	3	3	4	3	3	3	3	3	3		
Проективное покрытие ярусов, %																								
травяно-кустарничковый	40	50	35	35	40	80	70	50	80	50	70	60	20	20	20	20	15	15	30	40	30	40		
мохово-лишайниковый	20	20	30	35	20	20	20	20	20	20	20	10	15	35	20	15	35	20	30	40	30	10		
Высота травяно-кустарничкового яруса, см	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	30	25	25	25	20		
Число видов																								
всего	34	27	28	25	32	20	33	27	23	24	26	27	41	36	37	41	43	41	41	35	38	45		
сосудистых растений	20	13	13	14	19	15	21	18	15	14	17	17	30	26	26	31	32	25	27	22	26	29		
мхов	14	14	15	11	13	5	12	9	8	10	9	10	11	10	11	10	11	16	14	13	12	16		
приуроченных к древесным остаткам	4	1	–	–	–	–	–	–	–	–	–	–	8	8	9	9	6	18	11	14	9	14		
Номер описания																								
авторский	42-УК	35-УК	34-УК	33-УК	32-УК	21мв/20	22мв/20	23мв/20	24мв/20	27мв/20	28мв/20	29мв/20	618-Ук	21-УК	20-УК	19-УК	18-УК	8мв/20	9мв/20	10мв/20	11мв/20	12мв/20		
табличный	1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	a	b
Диагностические виды (д. в.) сообщества ***Carex brunnescens***																								
Carex brunnescens	C	2	2	2	2	2	2	1	2	2	+	.	+	.	.	.	+	+	+	.	.	.	+	V	II
C. canescens	C	2	2	2	2	2	.	.	1	1	+	+	+	1	1	.	.	1	.	.	.	.	.	V	II
Dicranella cerviculata	D	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	.
Ceratodon purpureus	D	.	+	.	.	+	.	1	+	1	.	1	1	.	.	.	+	.	+	+	.	.	+	III	II

Д. в. сообщества ***Salix caprea***																								
Salix caprea	B	+	.	.	.	.	+	+	+	+	.	+	+	2	2	2	2	2	2	2	2	2	2	III	V
S. phylicifolia	B	+	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	2	2	2	2	2	2	2	+	2	2	IV	V
Agrostis tenuis/ A. gigantea	C	.	+	+	.	.	.	.	.	.	+	+	+	1	.	2	1	+	2	2	2	2	2	III	V
Deschampsia cespitosa	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	2	2	1	2	1	1	2	1	1	.	V
Juncus filiformis	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	2	2	.	2	2	1	1	1	+	+	.	V
Carex rhynchophysa	C	+	+	+	.	+	.	+	+	+	.	+	+	1	.	.	1	1	+	+	.	+	+	III	IV
Sphagnum russowii	D	1	1	1	.	+	.	.	1	1	.	1	.	.	.	+	.	+	1	1	1	+	+	III	IV
Epilobium palustre	C	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	.	+	.	1	.	1	1	+	+	.	+	.	II	III
Populus tremula	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	1	1	1	.	.	.	1		III
P. tremula	Апв	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	+	+	.	+	.	+	I	III
Salix myrsinifolia	B	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	.	1	.	.	1	.	1	.	1	.	III
Д. в. асс. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpurea***																								
Carex globularis	C	2	2	2	2	2	4	4	2	4	3	4	4	1	2	2	2	2	2	2	1	+	+	V	V
Polytrichum commune	D	1	1	2	2	1	1	2	2	2	2	2	2	1	2	2	2	2	2	2	2	1	2	V	V
Calamagrostis purpurea	C	+	.	1	+	+	1	2	2	1	.	+	+	+	+	.	1	1	+	+	+	+	+	V	V
Chamaenerion angustifolium	C	+	+	+	+	+	1	+	+	+	.	+	+	+	+	+	1	1	1	+	1	1	1	V	V
Aulacomnium palustre	D	+	+	+	+	+	.	+	+	.	+	.	+	+	1	+	1	1	1	1	1	+	1	IV	V
Sphagnum angustifolium	D	1	1	1	1	+	+	1	1	.	1	.	1	1	1	1	1	1	1	1	1	.	+	IV	V
Д. в. субасс. ***A. p.–C. p. avenelletosum flexuosae***																								
Avenella flexuosa	C	.	.	.	+	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	1	1	.	1	1	.	+	2	I	IV
Rubus arcticus	C	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	.	+	+	+	+	+	1	1	1	2	I	V
Д. в. асс. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis*** и субасс. ***L. b.–P. a. dryopteridetosum***																								
Rubus idaeus	B	+	.	.	+	+	+	+	1	.	+	.	+	.	+	.	.	+	.	+	1	+	+	IV	III
Gymnocarpium dryopteris	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	+	+	+	+	.	.	III
Sciuro-hypnum reflexum	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	.	.	+	.	+	+	+	.	III
Plagiothecium denticulatum	D	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	II
Д. в. порядка ***Piceetalia excelsae***, союза ***Piceion excelsae***																								
Oxalis acetosella	C	+	+	+	+	+	.	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	V
Trientalis europaea	C	+	.	.	+	.	.	+	+	.	.	.	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	III	V
Luzula pilosa	C	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	.	+	.	.	+	.	.	.	.	.	V	I
Д. в. класса ***Vaccinio-Piceetea***																								
Pleurozium schreberi	D	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	V	V
Dicranum scoparium	D	+	+	+	.	+	.	+	.	+	.	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	IV	V
D. polysetum	D	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	I	V
Hylocomium splendens	D	+	+	+	+	+	.	.	+	.	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	+	IV	IV
Linnaea borealis	C	+	.	+	+	+	.	+	.	.	+	.	.	+	+	1	+	.	+	+	.	+	r	III	IV
Vaccinium myrtillus	C	+	.	+	.	r	.	+	.	+	.	+	.	+	.	+	.	+	+	+	.	+	+	III	IV
Ptilium crista-castrensi	C	.	+	+	+	+	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	+	+	+	+	+	II	IV
Picea obovata	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	1	1	1	.	1	1	1	.	.	.	.	III
P. obovata	Апв	+	.	.	.	.	r	r	.	+	.	r	.	+	+	+	+	+	+	+	+	.	.	III	IV
Abies sibirica	Апв	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	+	+	.	+	.	.	.	.	.	.	II
Vaccinium vitis-idaea	C	.	.	.	.	.	.	+	.	.	.	.	.	+	.	.	.	+	.	.	.	+	.	I	II
Прочие виды																								
Betula pubescens	A	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	4	4	4	4	4	4	4	4	4	4	.	V
B. pubescens	Апв	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	1	2	2	2	2	2	1	1	1	1	1	IV	V
Equisetum sylvaticum	C	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	.	+	+	+	+	+	+	+	+	+	1	V	V
Sorbus aucuparia	B	+	+	.	+	.	+	+	+	+	+	+	r	1	+	.	+	+	+	+	+	.	+	V	IV
Sphagnum girgensohnii	D	.	+	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	1	1	1	2	1	1	1	+	1	1	II	V
Pohlia sp./*Bryum* sp.	C	1	1	1	1	1	+	1	1	1	1	1	1	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	V	.
Polytrichum juniperinum	D	1	1	1	1	1	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	+	+	+	.	+	III	III
Fragaria vesca	C	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	.	+	.	+	.	+	.	.	1	+	2	.	III
Sciuro-hypnum curtum	D	+	.	+	.	.	.	.	.	.	.	+	.	.	+	.	.	+	.	.	.	+	+	II	II

Продолжение таблицы 3

Табличный номер		1	2	3	4	5	6	7	8	9	10	11	12	13	14	15	16	17	18	19	20	21	22	a	b
Carex limosa	C	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	II	I
Calamagrostis lapponica	C	+	·	·	·	1	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II	·
Leptobryum pyriforme	D	·	·	1	·	·	·	1	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II	·
Trematodon ambiguus	D	·	·	·	+	·	·	1	·	1	·	1	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	II	·
Omalotheca sylvatica	C	·	·	·	·	·	·	1	·	·	·	+	·	·	+	+	·	·	·	·	·	+	·	I	II
Brachythecium salebrosum	D	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	+	·	·	·	·	+	·	·	+	+	·	II
Dryopteris carthusiana	C	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+	·	II
Erigeron acris	C	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	1	·	·	·	·	·	·	·	II
Sciuro-hypnum starkei	D	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·	·	+	·	+	·	·	·	II
Pinus sylvestris	A	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	·	·	·	·	I
P. sylvestris	Апв	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·	·	·	+	·	·	II
Виды, приуроченные к валежу и порубочным остаткам																									
Cladonia arbuscula (эг)		·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	V
C. mitis (эг)		·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	V
C. gracilis subsp. *turbinata* (эг)		·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+	+	+	+	·	+	+	·	V
C. rangiferina (эг)		·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	V
Pohlia nutans (эг)		·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	+	+	+	+	+	+	·	IV
Cladonia botrytis (эк)		+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	+	+	·	+	·	+	+	+	I	III
C. cornuta (эг)		·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·	+	·	+	+	+	+	·	III
C. cenotea (эг, эк)		·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·	+	·	+	+	+	·	III
C. coniocraea (эг, эк)		+	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·	·	+	+	+	·	I	II
C. chlorophaea s. str. (эг, эк)		·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·	·	+	·	+	·	+	·	II
C. crispata (эг)		·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	+	·	·	+	·	+	·	+	·	II
C. ochrochlora (эг)		·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	·	+	·	·	·	+	·	·	+	·	II

Примечание. С I классом постоянства отмечены: *Carex leporina* 14 (+); *Cirsium heterophyllum* 16 (+); *Dactylorhiza fuchsii / maculata* 13 (+), 16 (+); *Dryopteris austriaca* 19 (r); *Eriophorum vaginatum* 15 (+); *Funaria hygrometrica* 3 (1); *Geranium sylvaticum* 14 (1); *Heracium altipes* 13 (+); *Hypericum maculatum* 16 (+); *Juncus conglomeratus* 1 (1); *J. nodulosus* 6 (+), 11 (+); *Lophozia* sp. 18 (+), 19 (+); *Lycopodium annotinum* 5 (+), 22 (1); *Maianthemum bifolium* 19 (+); *Melampyrum pratense* 7 (+), 8 (+), 14 (1), 19 (+); *M. sylvaticum* 15 (+); *Orthilia secunda* 13 (+), 15 (+); *Oxycoccus palustris* 16 (+); *Picris hieracioides* 15 (+); *Pilosella caespitosa* 16 (+), 17 (+); *Poa praetensis* 2 (+), 5 (+); *Pogonatum urnigerum* 1 (+), 4 (+); *Ranunculus repens* 14 (1); *Rosa acicularis* 2 (1), 10 (+), 19 (+); *Rubus chamaemorus* 22 (+); *R. saxatilis* 16 (+); *Salix pentandra* 13 (+), 17 (+); *Scirpus sylvaticus* 5 (+), 7 (+), 17 (1); *Sphagnum capillifolium* 5 (+), 7 (+); *S. cuspidatum* 1 (+); *S. flexuosum* 3 (1); *S. riparium* 18 (+), 19 (+); *S. squarrosum* 12 (1); *Stellaria graminea* 13 (+), 17 (+); *S. holostea* 16 (+); *S. longifolia* 1 (+), 22 (+); *Taraxacum officinale* 20 (+), 21 (+); *Tussilago farfara* 17 (1); *Vaccinium uliginosum* 16 (+). **Виды, приуроченные к валежу и порубочным остаткам**: *Chiloscyphus* sp. 20 (+); *Cladonia digitata* (эф, эк) 22 (+); *C. fimbriata* (эк, эг) 22 (+); *C. phyllophora* (эг) 16 (+), 18 (+), 19 (+); *C. sulphurina* (эг) 22 (+); *Dicranum fuscescens* (эг, эк) 18 (+), 19 (+); *Dimerella pineti* (эк) 18 (+); *Orthotrichum* sp. 1 (+); *Parmeliopsis hyperopta* (эф, эк) 18 (+); *Peltigera canina* (эг, эк) 18 (+); *P. polydactylon* (эг, эк) 18 (+); *Placynthiella icmalea* (эк) 21 (+); *Plagiothecium laetum* (эк) 2 (+), 18 (+); *Polytrichum piliferum* (эг) 19 (+); *Ptilidium pulcherrimum* (эф) 18 (+), 20 (+); *Pylaisia polyantha* (эф) 1 (+); *Samionia uncinata* (эг, эк) 20 (+); *Tetraphis pellucida* (эк) 18 (+).

Местонахождение. **1–12** — пробная площадь 1, 1(2)-летняя вырубка ельника мелкотравно-черничного-зеленомошного (дата описаний: **1–5** — 17.09.2019; **6–12** — 16.07.2020); **13–22** — пробная площадь 2, 17(18)-летняя вырубка ельника мелкотравно-черничного-зеленомошного (дата описаний: **13** — 10.07.2018; **14–17** — 17.07.2019; **18–12** — 15.07.2020).

Автор описаний — И. А. Лиханова

Число видов в сообществах — 35–45, в среднем — 40.

Сообщества имеют сходство с ивовой ассоциацией, выделенной Н. Г. Улановой (Ulanova, 2006) на влажных почвах магистральных волоков на месте ельников черничных и объединяющей пестрые по флористическому составу сообщества эксплерентов. Диагностические виды этой ассоциации — *Angelica sylvestris*, *Athyrium filix-femina*, *Cinna latifolia*, *Cirsium vulgaris*, *Dryopteris phegopteris*, *Milium effusum*, *Plagiomnium ellipticum*, *Poa palustre*, *Salix caprea*, *S. myrsinifolia*, *Stellaria nemorum*, *Taraxacum officinale*, *Tussilago farfara*. Однако в описанных нами сообществах развит древесный ярус из *Betula pubescens* (сообщества находятся на более поздней сукцессионной стадии), а многие из травянистых видов ивовой ассоциации отсутствуют.

Динамика сообществ

Резкая смена экологической обстановки после рубки материнского древостоя, гетерогенность эдафических и ценотических условий на вырубке приводит к формированию на территории лесосеки мозаичного комплекса производных сообществ (Ilchukov, 2003), которые в ходе восстановительной сукцессии, по мнению С. М. Разумовского (Razumovskiy, 2011), должны смениться на фитоценозы зонального типа. Обзор синтаксономических единиц производных послерубочных сообществ показан в синоптической табл. 4.

Как показывают результаты NMS-ординации (рис. 9), наиболее существенные

Таблица 4

Синоптическая таблица сукцессионного ряда послерубочного восстановления сообществ вар. *typica* субасс. *Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum* в среднетаежной подзоне европейского северо-востока России

Synoptic table of the succession series of post-cutting recovery of communities of var. ***typica*** subass. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** in the middle taiga subzone of the European North-East of Russia

Синтаксон		субасс. *Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpurea typicum*	сообщество *Carex brunnescens*	субасс. *Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpurea avenelletosum flexuosae*	сообщество *Salix caprea*	асс. *Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpurea*	субвар. *typica* вар. *Betula pubescens* субасс. *Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*	субвар. *Calamagrostis purpurea* вар. *Betula pubescens* субасс. *Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*	вар. *Betula pubescens* субасс. *Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*	вар. *typica* субасс. *Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*
Число описаний		16	12	11	10	27	10	10	20	12
Технологический элемент		п, пв	мв	п, пв	мв	п, пв	п, пв	мв	п, пв, мв	–
Возраст послерубочной сукцессии, лет		1 (2)	1 (2)	17(18)	17(18)	1–17(18)	48(49)	48(49)	48(49)	–
Экологические факторы										
L (освещенность)		5.4	6.4	5.9	6.5	5.6	5.1	5.1	5.1	5.0
F (увлажнение почвы)		5.4	6.0	5.2	6.0	5.3	5.0	5.3	5.2	5.1
R (кислотность)		3.1	2.7	2.9	3.3	3.0	3.5	3.7	3.6	3.4
N (богатство почвы азотом)		3.9	4.2	3.5	4.1	3.7	3.9	4.1	4.0	4.0
Древостой										
сомкнутость крон		0.1	–	0.3	0.7	0.2	0.6	0.6	0.6	0.5
количество, тыс. шт./га		1.2	–	6.0	21.0	3.2	2.7	2.6	2.7	0.7
высота, м		2.6	–	4.8	4.4	3.7	16.7	17.6	17.1	18.3
диаметр стволов, см		2.7	–	5.3	2.9	4.0	14.7	13.2	14.0	22.7
Подрост										
количество, тыс. шт./га		7.9	18.5	2.8	16.6	5.8	3.3	6.9	5.1	2.7
Кустарниковый ярус			–							
сомкнутость крон		0.1		0.2	0.2	0.1	0.2	0.2	0.2	0.1
количество стволиков, тыс. шт./га.		1.7	–	6.0	9.9	3.6	2.4	0.7	1.6	1.3
высота, м		2.2	–	2.2	2.9	2.2	3.8	5.6	4.7	4.0
Проективное покрытие яруса, %										
травяно-кустарничковый		25	55	15	25	21	37	54	45	45
мохово-лишайниковый		47	21	86	25	63	39	14	26	60
Высота травяно-кустарничкового яруса, см		20	30	22	28	21	20	20	20	20
Число видов на 100 м²										
сосудистые		16	16	18	27	17	16	27	22	19
мхи		8	11	10	12	9	9	8	8	14
всего		24	27	28	39	26	25	35	30	33
лишайники и мхи, приуроченные к древесным остаткам		4	0	18	11	9.5	8	5	6	8
Общее число видов										
в сообществах синтаксона		50	58	51	86	63	52	69	76	63
приуроченных к древесным остаткам		19	5	36	30	42	29	16	31	28
Номер синтаксона		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Диагностические виды (д. в.) асс. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpurea*** субасс. ***typicum***										
Carex globularis	C	V+-2	V2-4	V1-2	V1-2	V+-4	II	I	I	II
Polytrichum commune	D	V1-3	V1-2	V1-5	V1-2	V1-5	V1	V1	V1	V+-1
Calamagrostis purpurea	C	IV+-2	V+-2	V+-1	V+-1	IV+-1	.	V+	III	I
Chamaenerion angustifolium	C	IV+	V+-1	V+-1	V+-1	IV+-1	.	.	.	I
Aulacomnium palustre	D	IV+	IV+	V+-1	V+-1	IV+-2	.	.	.	II
Sphagnum angustifolium	D	III	IV+-1	II	V+-1	III	.	.	.	I
Д. в. субасс. ***A. p.–C. p. avenelletosum flexuosae***										
Avenella flexuosa	C	I	I	V+-2	IV+-2	II	I	I	I	.
Rubus arcticus	C	II	I	IV+-1	V+-2	III	.	.	.	I
Д. в. сообщества ***Carex brunnescens***										
Carex brunnescens	C	I	V+-2	.	II	II	.	II	I	.
C. canescens	C	.	V+-2	.	II	.	.	.	.	.
Dicranella cerviculata	D	.	V2	.	.	.	.	.	.	.
Pohlia sp./*Bryum* sp.	C	I	V+-1	I	.	I	I	I	I	I
Ceratodon purpureus	D	.	III	II	II	I	.	.	.	.

Продолжение таблицы 4

Номер синтаксона		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Д. в. сообщества ***Salix caprea***										
Salix caprea	B	.	III	.	V2	.	I	III	II	I
S. phylicifolia	B	.	IV+	.	V+-2	.	.	.	.	.
Agrostis tenuis/ A. gigantea	C	.	III	.	V+-2	.	.	.	.	.
Deschampsia cespitosa	C	.	.	.	V1-2	I	.	III	II	I
Juncus filiformis	C	.	.	I	V+-2	I	.	.	.	.
Carex rhynchophysa	C	.	III	.	IV+-1	.	.	.	.	.
Sphagnum russowii	D	II	III	I	IV+-1	II	.	.	.	I
Epilobium palustre	C	.	II	.	III	.	.	.	.	.
Populus tremula	A	.	.	.	III	.	.	II	I	.
P. tremula	Апв	.	I	.	III	I	.	II	I	.
Salix myrsinifolia	B	.	.	.	III	.	.	.	.	.
Д. в. асс. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis***										
Dryopteris austriaca	C	I	.	.	I	I	V+-2	V1-2	V+-2	V+-2
Barbilophozia lycopodioides/hatcheri	D	.	.	I	.	I	.	I	I	III
Hylocomiastrum umbratum	D	.	.	.	.	.	.	I	I	III
Д. в. субасс. ***L. b.–P. a. dryopteridetosum***										
Gymnocarpium dryopteris	C	I	.	IV+-1	III	II	V1-3	V2-4	V1-4	V1-3
Sciuro-hypnum reflexum	D	.	.	I	III	I	IV+-1	V+-1	IV+-1	V+-2
Rubus idaeus	B	I	IV+-1	I	III	I	I	V+	III	V1
Phegopteris connectilis	C	.	.	.	.	.	I	IV+-1	III	III
Plagiothecium denticulatum	D	I	.	.	II	I	I	.	I	III
Д. в. вар. ***Betula pubescens***										
Betula pubescens	A	II	.	V1-3	V4	IV+-3	V2-4	V3-4	V2-4	III
B. pubescens	Апв	V+-1	IV+-1	V+-1	V1-2	V+-1	IV+-1	IV+-1	IV+-1	V+
Milium effusum	C	I	.	.	.	I	III	V+-2	IV+-2	I
Rhytidiadelphus triquetrus	D	.	.	.	.	.	IV+-1	IV+-1	IV+-1	.
Д. в. субвар. ***Calamagrostis purpurea***										
Viola epipsila	C	.	.	.	.	.	.	V+-1	III	.
Melampyrum pratense	C	III	I	I	I	II	I	IV+-1	III	.
M. sylvaticum	C	.	.	II	I	I	I	IV+	III	.
Orthilia secunda	C	.	.	.	I	.	I	IV+	II	.
Pyrola minor	C	.	.	.	.	.	.	IV+	II	.
Rubus saxatilis	C	.	.	.	I	.	.	III	II	.
Д. в. порядка ***Piceetalia excelsae***, союза ***Piceion excelsae***										
Oxalis acetosella	C	V+-2	V+	IV+-1	V+	V+-2	V1-2	V1-2	V1-2	V1-2
Trientalis europaea	C	IV+-1	III	V+-1	V+	V+1	V+-1	V+-2	V+-2	V+-1
Luzula pilosa	C	V+-2	V+	I	I	III	IV+-1	IV+-1	IV+-1	V+-1
Maianthemum bifolium	C	II	.	V+-1	I	III	V2	V1-3	V1-3	V1-2
Dicranum majus	D	.	.	I	.	I	II	I	II	IV+
Stellaria longifolia	C	II	I	I	I	I	.	.	.	I
Д. в. класса ***Vaccinio–Piceetea***										
Pleurozium schreberi	D	V1-3	V+	V2-4	V+	V+-4	V1-2	V+-1	V+-2	V2-3
Hylocomium splendens	D	V1-3	IV+	V1-3	IV+	V+-3	V1-4	III	IV+-4	V3-4
Dicranum scoparium	D	V+	IV+	V+-1	V+	V+-1	V1-2	V+-1	V+-2	V+-1
Linnaea borealis	C	V+-2	III	V+-1	IV+-1	V+-2	IV1-2	V+-1	V+-2	V1-2
Vaccinium myrtillus	C	V+	III	V1-2	IV+	V+-2	V1-2	V+-2	V+-2	V2-4
V. vitis-idaea	C	V+	I	V+-2	II	V+-2	.	.	.	I
Picea obovata	A	IV1-2	.	V2-3	III	IV1-2	V2-3	II	III	V2-3
P. obovata	Апв	V+-1	III	IV+-1	IV+	V+-1	V+-1	V1-2	V+-2	V1
Abies sibirica	A	IV1-2	.	IV+-1	.	IV+-2	III	I	II	V2-3
A. sibirica	Апв	IV+-1	.	II	II	III	V+-1	V1	V+-1	V+
Ptilium crista-castrensi	C	V+-2	II	IV+-1	IV+	V+-1	III	I	II	V+-1
Lycopodium annotinum	C	V+-1	I	IV+-1	I	IV+-1	III	IV+-1	IV+-1	V+-1
Dicranum polysetum	D	II	I	V+-1	V+	III	II	I	II	II
Прочие виды										
Equisetum sylvaticum	C	V+-1	V+	V+-1	V+-1	V+-1	V+-1	V+-1	V+-2	V+-1
Sorbus aucuparia	B	V1-2	V+	V2-3	IV+-1	V1-3	V2-3	V+-2	V+-3	V2
Stellaria holostea	C	.	.	.	I	.	V+-2	V+-2	V+-2	V+-1
Rhodobryum roseum	D	.	.	.	.	.	I	II	I	V+
Sphagnum girgensohnii	D	II	II	II	V+-2	II	I	I	I	V+
Sciuro-hypnum starkei	D	I	.	I	II	I	II	IV+-1	III	IV+-1
S. curtum	D	III	II	I	II	II	I	II	II	III
Rosa acicularis	B	III	I	III	I	III	II	III	III	III
Polytrichum juniperinum	D	I	III	III	III	II	.	I	I	I
Fragaria vesca	C	.	.	.	III	.	.	I	I	I
Solidago virgaurea	C	.	.	.	.	.	.	III	II	.
Lophozia sp.	D	.	.	.	I	.	I	.	I	III
Polytrichastrum longisetum	D	.	.	.	.	.	I	I	I	III
Calamagrostis lapponica	C	I	II	.	.	I	.	.	.	.
Carex limosa	C	.	II	.	I	.	.	.	.	.

Продолжение таблицы 4

Номер синтаксона		1	2	3	4	5	6	7	8	9
Leptobryum pyriforme	D	.	II	.	.	.	.	.	.	.
Trematodon ambiguus	D	.	II	.	.	.	.	.	.	.
Brachythecium salebrosum	D	.	.	.	II	.	I	.	I	I
Dryopteris carthusiana	C	I	.	.	II	I	.	.	.	I
Erigeron acris	C	.	.	.	II	.	.	.	.	.
Omalotheca sylvatica	C	.	I	.	II	.	.	.	.	.
Pinus sylvestris	A	.	.	.	I	.	.	.	.	.
P. sylvestris	Апв	.	.	.	II	.	.	.	.	.
Lonicera pallasii	B	.	.	.	.	.	.	II	I	.
Plagiomnium medium	D	.	.	.	.	.	.	II	I	I
Виды, приуроченные к валежу и порубочным остаткам										
Cladonia arbuscula (эг)		.	.	V+	V+	III	.	.	.	I
C. cornuta (эг)		I	.	V+-1	III	III	I	I	I	.
C. gracilis subsp. *turbinata* (эг)		.	.	V+-1	V+	II	.	.	.	.
C. mitis (эг)		.	.	V+	V+	III	.	.	.	.
C. rangiferina (эг)		.	.	V+	V+	III	I	.	I	I
Pohlia nutans (эг)		I	.	V+	IV+	III	I	I	I	I
Cladonia cenotea (эг, эк)		I	.	V+	III	III	I	I	I	III
C. chlorophaea s. str. (эг, эк)		.	.	V+	II	II	II	.	I	II
C. phyllophora (эг)		I	.	V+	I	III	.	.	.	.
C. crispata (эг)		.	.	IV+	II	II	.	I	I	I
C. fimbriata (эк, эг)		.	.	IV+-1	I	II	II	.	I	II
C. sulphurina (эг)		I	.	IV+	I	II	I	.	I	I
C. coniocraea (эг, эк)		I	I	IV+	II	III	IV+	II	III	V+
C. digitata (эф, эк)		II	.	IV+	I	III	IV+	III	IV+	V+
Plagiothecium laetum (эк)		II	I	I	I	II	V+	V+	V+	II
Sanionia uncinata (эг, эк)		I	.	I	I	I	IV+	V+	V+	V+
Dicranum fuscescens (эг, эк)		III	.	II	I	III	IV+	III	III	V+
Cladonia botrytis (эк)		.	I	III	III	II	.	I	I	I
C. squamosa (эг, эк)		I	.	II	.	II	III	I	III	I
C. bacilliformis (эк)		II	.	II	.	II	.	.	.	.
C. cyanipes (эг)		II	.	I	.	II	.	.	.	.
C. deformis (эг, эк)		.	.	II	.	I	.	.	.	.
C. grayi (эг)		.	.	II	.	I	I	.	I	.
C. ochrochlora (эг)		.	.	II	II	I	.	.	.	I
Ptilidium pulcherrimum (эф)		I	.	I	I	I	I	.	I	III
Tetraphis pellucida (эк)		I	.	I	I	I	II	II	II	II
Trapeliopsis granulosa (эг, эк)		.	.	II	.	I	.	.	.	.
Vulpicida pinastri (эф, эк)		I	.	II	.	II	I	.	I	I

Примечание. С I классом постоянства отмечены (указан номер синтаксона): *Botrychium multifidum* 7, 8; *Brachythecium campestre* 3, 5–8; *Calamagrostis neglecta* 1, 5; *Carex digitata* 6–9; *C leporina* 4; *Cephalozia* sp. 9; *Chiloscyphus* sp. 4; *Cirriphyllum piliferum* 9; *Cirsium heterophyllum* 3–5, 7, 8; *Climacium dendroides* 7, 8; *Crepis paludosa* 7, 8; *Dactylorhiza fuchsii / maculata* 4; *Dicranum flexicaule* 1, 3, 5, 9; *Diphasiastrum complanatum* 5; *Eriophorum vaginatum* 4; *Funaria hygrometrica* 2; *Geranium sylvaticum* 4, 7, 8; *Goodyera repens* 6, 8; *Hieracium altipes* 4; *Hypericum maculatum* 4; *Juncus conglomeratus* 2; *J. nodulosus* 2; *Juniperus communis* 9; *Oxycoccus palustris* 4; *Padus avium* 7, 8; *Picris hieracioides* 4; *Pilosella caespitosa* 4; *Plagiomnium cuspidatum* 6, 8; *P. ellipticum* 7–9; *P.* sp. 6, 8; *Plagiothecium curvifolium* 6, 8; *P. medium* 9; *Poa pratensis* 2; *Pogonatum urnigerum* 2; *Polytrichastrum pallidisetum* 9; *Polytrichum strictum* 5; *Ranunculus repens* 4; *Rubus chamaemorus* 1, 3–5; *Salix pentandra* 4; *Scirpus sylvaticus* 2, 4; *Sphagnum capillifolium* 1, 2, 5; *S. cuspidatum* 2; *S. flexuosum* 2, 3, 5; *S. riparium* 4; *S. squarrosum* 2; *Stellaria graminea* 4, 7, 8; *Taraxacum officinale* 4; *Tussilago farfara* 4; *Vaccinium uliginosum* 4; *Vicia sepium* 7, 8. **Виды, приуроченные к валежу и порубочным остаткам**: *Amblystegium serpens* (эг, эф) 6, 8; *Bacidia* sp. 6, 8; *Biatora ocelliformis* (эф) 6, 8; *Cetraria islandica* (эг, эк) 5, 6, 8; *Chiloscyphus* sp. 4; *Cladonia carneola* (эк, эг) 3, 5; *C. gracilis* subsp. *gracilis* (эг, эк) 3–5; *C. macilenta* (эк) 3, 5; *C. norvegica* (эк) 6–9; *C. pleurota* (эг) 5; *C. polydactyla* (эк) 9; *C. uncialis* (эг) 3, 5; *Dimerella pineti* (эк) 1, 4–9; *Hypogymnia physodes* (эф, эк) 3, 5, 7–9; *Micarea prasina* (эк) 6, 8; *M.* sp. 1, 5; *Mycobilimbia* sp. 9; *Nephroma bellum* (эф) 6, 8; *Orthotrichum* sp. 2; *Parmeliopsis ambigua* (эф, эк) 5; *P. hyperopta* (эф, эк) 1, 3–5, 9; *Peltigera canina* (эг, эк) 4; *P. membranacea* (эг, эк) 6, 8; *P. neopolydactyla* (эг) 9; *P. polydactylon* (эг, эк) 4, 6, 8; *Placynthiella icmalea* (эк) 4, 5; *P. uliginosa* (эк) 3, 5; *Polytrichum piliferum* (эг) 4, 5; *Pylaisia polyantha* (эф) 2; *Radula complanata* (эф) 9; *Rinodina* sp. 6, 8.

различия в видовом составе зафиксированы между сообществами коренных ельников (***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** вар. ***typica***) и магистральных волоков 1(2)-летней (сообщество ***Carex brunnescens***), 17(18)-летней (сообщество ***Salix caprea***) вырубок, где обильны внедрившиеся пионерные, болотные, луговые виды. Меньшие флористические различия выявлены между сообществами коренных ельников и пасек, пасечных волоков 1(2)-летней (субасс. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae typicum***), 17(18)-летней (субасс. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae avenelletosum flexuosae***) вырубок. Это обстоятельство объясняется малой нарушенностью травяно-кустарничкового и мохового ярусов данных технологических элементов и соответственно преобладанием на них лесных видов. С увеличением длительности сукцессии различия между коренными и производными фитоценозами уменьшаются.

На основе NMS-ординации сообществ (рис. 9), анализа флористического состава, данных по приуроченности синтаксонов к определенным технологическим элементам и возрасту восстановительного процесса построена схема сукцессии растительности на территории зимних рубок ельников субасс. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** вар. ***typica*** среднетаежной подзоны европейского северо-востока России (рис. 10).

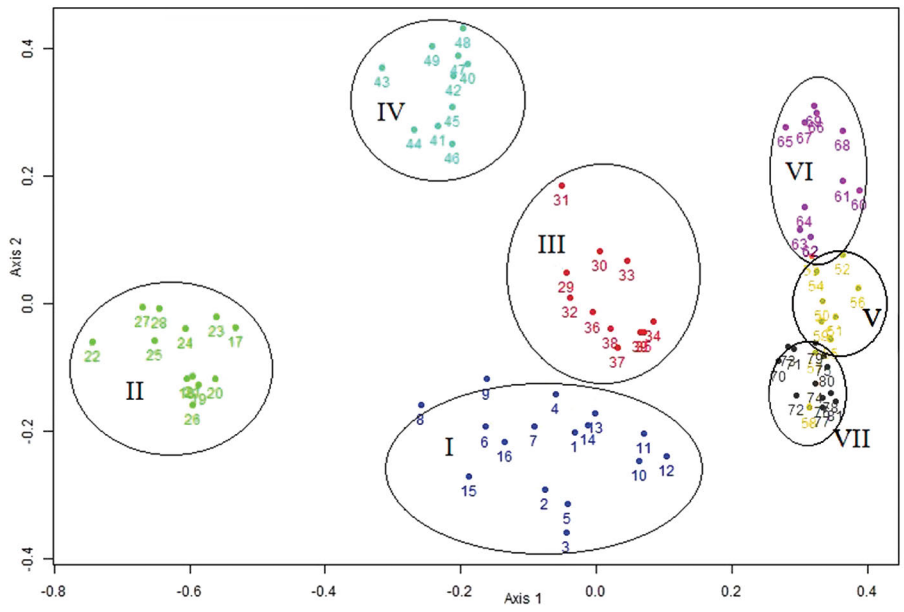

Рис. 9. NMS-ординация сообществ ненарушенного ельника и производных послерубочных сообществ.

NMS-ordination of communities of native spruce forest and derived post-cutting communities.

I — субасс. / subass. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietumpurpureaeetypicum***; II — сообщество / community ***Carex brunnescens***; III — субасс. / subass. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureaee avenelletosum flexuosae***; IV — сообщество / community ***Salix caprea***; V — субасс. / subass. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** вар. / var. ***Betula pubescens*** субвар. / subvar. ***typica***; VI — субасс. / subass. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** вар. / var. ***Betula pubescens*** субвар. / subvar. ***Calamagrostis purpurea***; VII — субасс. / subass. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** вар. / var. ***typicum.***

Технологический элемент / Technology plots		Пасека и пасечный волок / Apiary and skidding trails	Магистральный волок / Main trail
Длительность сукцессии, лет / Succession duration, years	1(2)	Субасс. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpurea typicum*** L 5.4 F 5.4 N 3.9 R 3.1	Сообщество ***Carex brunnescens*** L 6.4 F 6.0 N 4.2 R 2.7
	17(18)	Субасс. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpurea avenellosum flexuosae*** L 5.9 F 5.2 N 3.5 R 2.9	Сообщество ***Salix caprea*** L 6.5 F 6.0 N 4.1 R 3.3
	48(49)	Субвар. ***typicum*** вар. ***Betula pubescens*** субасс. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** L 5.1 F 5.0 N 3.9 R 3.5	Субвар. ***Calamagrostis purpurea*** вар. ***Betula pubescens*** субасс. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** L 5.1 F 5.3 N 4.1 R 3.7
	???	???	???
		Вар. ***typicum*** субасс. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** L 5.0 F 5.1 N 4.0 R 3.4	

Рис. 10. Схема сукцессии производных послерубочных сообществ.
The sketch-map succession of derived post-cutting communities.

Динамика видового состава

В разновозрастных сообществах на месте пасек и пасечных волоков видовая насыщенность сосудистых растений (16–18 видов на 100 м^2) и мхов (8–10 видов на 100 м^2) снижена по сравнению с данными показателями коренного ельника (19 видов сосудистых и 14 видов мхов на 100 м^2, соответственно). В 17-летних и 48-летних сообществах магистральных волоков за счет внедрения нехарактерных для лесных экосистем видов (пионерных, луговых, болотных) видовая насыщенность сосудистых растений (27 видов на 100 м^2) выше соответствующего показателя коренного леса, мхов — ниже (8–12 видов на 100 м^2). Таким образом, нами подтверждаются данные о потере сообществами после рубок части теневыносливых лесных видов (Rabotnov, 1995; Shyrokikh et al., 2018). Увеличение видового разнообразия сосудистых растений (за счет видов, нехарактерных для черничных типов леса), зафиксированное значительным числом авторов (Karaziya, 1989; Tonteri, 1994; Fedorchuk et al., 2005; Kryshen, 2006; Ulanova, 2006; и др.), на исследованных нами объектах характерно только для сообществ, формирующихся на месте сильно нарушенных магистральных волоков.

Крайне негативно реагируют на рубку (практически полностью исчезают) типичные лесные виды, фитоценотический оптимум которых соответствует условиям ельников мелкотравно-чернично-зеленомошных (*Barbilophozia lycopodioides*, *B. hatcheri*, *Dryopteris expansa*, *Goodyera repens*, *Hylocomiastrum umbratum*, *Phegopteris connectilis*, *Plagiothecium denticulatum*). Значительное число лесных видов снижает постоянство и обилие или только обилие: *Gymnocarpium dryopteris*, *Hylocomium splendens*, *Maianthemum bifolium*, *Melampyrum pratense*, *Oxalis acetosella*, *Pleurozium schreberi*, *Trientalis europaea*, *Vaccinium myrtillus*. Положительно реагируют на рубку древостоя более светолюбивые и/или влаголюбивые виды — *Aulacomnium palustre*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis purpurea*, *Carex globularis*, *Chamaenerion angustifolium*, *Equisetum sylvaticum*, *Polytrichum commune*, *Rubus arcticus*. Наши данные во многом соответствуют результатам исследований Н. В. Гениковой с соавт. (Genikova et al., 2016, 2018; Genikova, Kryshen, 2018) на вырубках и в производных послерубочных сообществах на месте северотаежных ельников черничных. В сообществах этих вырубок ими отмечалось увеличение участия *Carex globularis*, *Chamaenerion angustifolium*, *Avenella flexuosa*, *Calamagrostis phragmitoides* (син. *Calamagrostis purpurea* subsp. *phragmitoides* (C. Hartm.) Tzvel.) и мхов — *Polytrichum commune*, видов рода *Sphagnum* (Genikova, Kryshen, 2018).

Более значительные различия выявлены во флористическом составе между рассмотренными нами вырубками и вырубками ельников черничных, описанными В. Н. Федорчуком с соавт. (Fedorchuk et al., 2005). По данным этих авторов, появление *Carex globularis* более характерно после проведения рубок ельников чернично-сфагновых на недостаточно и слабо дренированных почвах. Возможно, это связано с менее холодным и влажным климатом территорий, на которых были произведены описания. Сходными характеристиками являются: снижение покрытия *Vaccinium myrtillus* и лесных мхов, увеличение постоянства и покрытия *Avenella flexuosa*, видов рода *Polytrichum*, *Aulacomnium palustre*, напочвенных лишайников, внедрение *Salix caprea*, *S. myrsinifolia*, *Deschampsia cespitosa*, *Chamaenerion angustifolium*, *Carex canescens* и др.

В 1(2)- и 48(49)-летних производных сообществах, как и в ненарушенных фитоценозах, комплекс видов, приуроченных к древесине на разных стадиях разложения, представлен в основном эпиксильными и эпифитными видами лишайников и мхов. В 17(18)-летних сообществах видовой состав комплекса значительно увеличивается за счет эпигейных раннесукцессионных видов лишайников, что придает своеобразную физиономию сообществам данной сукцессионной стадии.

Динамика экологических характеристик

На вырубках статистически значимо увеличивается параметр «влажность почв», причем на магистальных волоках он выше, чем на менее нарушенных пасечных участках и волоках (рис. 10). Закономерно увеличение показателя «освещенность». Его более высокое значение для 17(18)-летних производных сообществ по сравнению 1(2)-летними объясняется внедрением большего числа светолюбивых видов с увеличением длительности сукцессии при условии невысокой сомкнутости крон древостоя. В 48(49)-летних производных фитоценозах значения параметров «влажность» и «освещенность» приближаются к таковым в коренных ельниках.

После сведения древесной растительности статистически значимо уменьшается значение параметра «кислотность почв», что вызвано усилением гидроморфизма (Putevoditel ..., 2007). В 48(49)-летних сообществах магистральных волоков значение параметра увеличивается и становится достоверно выше, чем в коренных ельниках, что связано с формированием древостоя березой, характеризующейся, по сравнению с елью, менее кислым опадом. На территории пасек и пасечных волоков 48(49)-летних производных сообществ значение параметра достоверно не отличается от такового для коренных ельников.

Показатель «богатство минеральным азотом» в коренных ельниках статистически не отличается от аналогичного показателя практически во всех производных сообществах. Можно лишь говорить о тенденции некоторого увеличения «богатства почв азотом» для производных сообществ магистральных волоков, что, по-видимому, связано с обогащением грунта остатками подстилки. Уменьшение же параметра в почвах пасечных участков и волоков, возможно, происходит из-за снижения их микробиологической активности (Vinogradova et al., 2014).

Заключение

На пасеке и пасечном волоке описан следующий ряд восстановления вырубленного ельника мелкотравно-чернично-зеленомошного: ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae typicum → A. p.–C. p. avenelletosum flexuosae → Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** вар. ***Betula pubescens*** субвар. ***typica → L. b.–P. a. dryopteridetosum*** вар. ***typica***.

На магистральных волоках сукцессионные изменения описывает следующий ряд: сообщество ***Carex brunnescens →*** сообщество ***Salix caprea → Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** вар. ***Betula pubescens*** субвар. ***Calamagrostis purpurea → L. b.–P. a. dryopteridetosum*** вар. ***typica***.

Рубка леса крайне негативно сказывается не только на структуре, но и на видовом разнообразии

сообщества, что выражается в потере лесных видов. Флористический состав нарушенного лесного фитоценоза не восстанавливается даже спустя пятьдесят лет после антропогенного воздействия. Фиксируемое возрастание видового богатства послерубочных сообществ на месте сильных нарушений почвенного покрова происходит благодаря внедрению активных пионерных, луговых, болотных видов, не характерных для экосистем леса.

Полученные данные по классификации растительности разновозрастных вырубок могут быть использованы при разработке сукцессионной системы растительности таежной зоны европейской части России.

* * *

Работа выполнена в рамках темы государственного задания ИБ Коми НЦ УрО РАН.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

[Anikeeva] *Аникеева В. А.* 1989. Типы вырубок, возобновление и начальные этапы формирования леса на месте среднетаежных ельников-черничников // Динамическая типология леса. М. С. 43–60.

[Brattsev et al.] *Братцев А. П., Ветошкина Н. Н., Коковкин А. В., Тихонова Т. В., Хохлова Л. Г.* 1997. Атлас Республики Коми по климату и гидрологии. М. 115 с.

Braun-Blanquet J. 1964. Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3. Aufl. Wien; New York. 865 S. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2.

[Cherepanov] *Черепанов С. К.* 1995. Сосудистые растения России и сопредельных государств (в пределах бывшего СССР). СПб. 992 с.

[Degteva] *Дёгтева С. В.* 1999. Лиственные леса // Леса Республики Коми. М. С. 185–255.

[Degteva] *Дёгтева С. В.* 2001. Классификация березняков подзон южной и средней тайги Республики Коми. I. Березняки травянистые (***Betuleta herbosa***) // Растительность России. № 2. С. 3–37. https://doi.org/10.31111/vegrus/2001.02.3.

[Degteva, Dubrovskiy] *Дёгтева С. В., Дубровский Ю. А.* 2014. Лесная растительность бассейна р. Илыч в границах Печоро-Илычского заповедника. СПб. 291 с.

[Degteva et al.] *Дёгтева С. В., Железнова Г. В., Пыстина Т. Н., Шубина Т. П.* 2001. Ценотическая и флористическая структура лиственных лесов Европейского Севера. СПб. 269 с.

Dierssen K. 1996. Vegetation Nordeuropas. Stuttgart. 838 p.

[Dymov] *Дымов А. А.* 2017. Влияние сплошных рубок в бореальных лесах России на почвы (обзор) // Почвоведение. № 7. С. 787–798. https://doi.org/10.7868/S0032180X17070024.

Ellenberg H., Weber H. E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paiulisen D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa // Scripta Geobotanica. N 18. S. 1–248.

[Ermakov] *Ермаков Н. Б.* 2012. Продромус высших единиц растительности России // *Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа. С. 377–483.

[Fedorchuk et al.] *Федорчук В. Н., Нешатаев В. Ю., Кузнецова М. Л.* 2005. Лесные экосистемы северо-запада России: типология, динамика, хозяйственные особенности. СПб. 382 с.

[Genikova, Kryshen] *Геникова Н. В., Крышень А. М.* 2018. Динамика напочвенного покрова северотаежного ельника черничного в первые годы после рубки // Бот. журн. Т. 103. № 3. С. 364–381. https://doi.org/10.1134/S0006813618030067.

[Genikova et al.] *Геникова Н. В., Торопова Е. В., Крышень А. М.* 2016. Реакция видов напочвенного покрова ельника черничного на рубку древостоя // Тр. КарНЦ РАН. № 4. Сер. Экологические исследования. С. 92–99. https://doi.org/10.17076/eco292.

[Genikova et al.] *Геникова Н. В., Торопова Е. В., Крышень А. М., Мамонтов В. Н.* 2018. Изменение структуры напочвенного покрова в экотонном комплексе «лес–опушка–вырубка» в условиях ельника черничного через 10 лет после рубки // Тр. КарНЦ РАН. № 10. Сер. Экологические исследования. С. 12–26. https://doi.org/10.17076/eco877.

[Gosudarstvennyy...] *Государственный* доклад «О состоянии окружающей среды Республики Коми в 2015 году»: Министерство природных ресурсов и охраны окружающей среды Республики Коми. 2016. Сыктывкар. 173 с.

Ignatov M. S., Milyutina I. A. 2007. A revision of the genus *Sciuro-hypnum* (*Brachytheciaceae*, *Bryophyta*) in Russia // Arctoa. Vol. 16. P. 63–86. https://doi.org/10.15298/arctoa.16.07.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. with contributions on regional floras from: *Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I.* 2006. Checklist of mosses of East Europe and North Asia // Arctoa. Vol. 15. P. 1–130. https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01.

[Ilchukov] *Ильчуков С. В.* 2003. Динамика структуры лесного покрова на сплошных вырубках (подзона средней тайги, Республика Коми). Екатеринбург. 120 с.

[Karaziya] *Каразия С. П.* 1989. Динамика лесных биогеоценозов и распознавание типов леса Литвы // Динамическая типология леса. М. С. 27–35.

Keenan R. J., Kimmins J. P. 1993. The ecological effects of clear-cutting // Environ. Rev. N 1. P. 121–144. https://doi.org/10.1139/a93-010.

Kielland-Lund J. 1981. Die Waldgesellschaften SO Norwegens // Phytocoenologia. Vol. 9. N 1/2. P. 53–250. https://doi.org/10.1127/phyto/9/1981/53.

[Korchagin] *Корчагин А. А.* 1940. Растительность северной половины Печоро-Илычского заповедника. М. 416 с. (Тр. Печоро-Илычского заповедника; Вып. 2).

[Kryshen] *Крышень А. М.* 2006. Растительные сообщества вырубок Карелии. М. 262 с.

[Lapteva et al.] *Лаптева Е. М., Втюрин Г. М., Бобкова К. С., Каверин Д. А., Дымов А. А., Симонов Г. А.* 2015. Изменение почв и почвенного покрова еловых лесов после сплошнолесосечных рубок // Сибирский лесной журнал. № 5. С. 64–76. https://doi.org/10.15372/SJFS20150505.

[Malykh] *Малых С. Ю.* 2017. Виды, слагающие *Dryopteris dilatata* комплекс, в Пермском крае // Вестн. Пермского ун-та. Сер. Биология. № 4. С. 380–389.

[Martynenko] *Мартыненко В. А.* 1999. Темнохвойные леса // Леса Республики Коми. М. С. 133–183.

[Martynenko et al.] *Мартыненко В. Б., Широких П. С., Мулдашев А. А.* 2008. Синтаксономия лесной растительности // Флора и растительность Южно-Уральского государственного природного заповедника. Уфа. С. 124–240.

[Martynenko et al.] *Мартыненко В. Б., Широких П. С., Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* 2014. Синтаксономический анализ восстановительных сукцессий после вырубки светлохвойных лесов Южно-Уральского региона // Журнал общей биологии. Т. 75. № 6. С. 478–490.

[Melekhov et al.] *Мелехов И. С., Корконосова Л. И., Чертовский В. Г.* 1965. Руководство по изучению типов концентрированных вырубок. М. 68 с.

[Metody...] *Методы* изучения лесных сообществ. 2002 / Под ред. В. Т. Ярмишко, Н. В. Лянгузовой. СПб. 240 с.

[Mirkin, Naumova] *Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* 1998. Наука о растительности (история и современное состояние основных концепций). Уфа. 413 с.

[Mirkin, Naumova] *Миркин Б. М., Наумова Л. Г.* 2012. Современное состояние основных концепций науки о растительности. Уфа. 488 с.

[Mirkin et al.] *Миркин Б. М., Ямалов С. М., Баянов А. В.,*

Сайфуллина Н. М. 2012. Использование синтаксономии для изучения антропогенной динамики растительности // Растительность России. № 21. С. 135–143. https://doi.org/10.31111/vegrus/2012.21.135.
[Morozova, Korotkov] *Морозова О. В., Коротков В. Н.* 1999. Классификация лесной растительности Костомукшского заповедника // Заповедное дело. Вып. 5. С. 56–78.
[Morozova et al.] *Морозова О. В., Заугольнова Л. Б., Исаева Л. Г., Костина В. А.* 2008. Классификация бореальных лесов севера Европейской России. I. Олиготрофные хвойные леса // Растительность России. № 13. С. 61–81. https://doi.org/10.31111/vegrus/2008.13.61.
Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R. G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Ya. P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities // App. Veg. Sci. Vol. 19. (Suppl. 1). P. 3–264. https://doi.org/10.1111/avsc.12257.
[Neshataev] *Нешатаев В. Ю.* 2017. Антропогенная динамика таежной растительности европейской России: Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. СПб. 44 с.
[Novakovskiy] *Новаковский А. Б.* 2016. Взаимодействие Excel и статистического пакета R для обработки данных в экологии // Вестн. Института биологии Коми НЦ УрО РАН. № 3. С. 26–33. https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2016.3(197).4.
[Osipov et al.] *Осипов А. Ф., Тужилкина В. В., Дымов А. А., Бобкова К. С.* 2019. Запасы фитомассы и органического углерода среднетаежных ельников при восстановлении после сплошнолесосечной рубки // Изв. РАН. Сер. Биологическая. № 2. С. 215–224. https://doi.org/10.1134/S0002332919020103.
[Putevoditel...] *Путеводитель* научной почвенной экскурсии. Подзолистые суглинистые почвы разновозрастных вырубок (подзона средней тайги). 2007. Сыктывкар. 84 с.
[Rabotnov] *Работнов Т. А.* 1995. О ценотических популяциях видов растений, входящих в состав фитоценозов, сменяющих друг друга при сукцессиях // Бот. журн. Т. 80. № 7. С. 67–72.
[Rastitelnost...] *Растительность* европейской части СССР. 1980. Л. 429 с.
[Razumovskiy] *Разумовский С. М.* 2011. Труды по экологии и биогеографии. (Полное собрание сочинений). М. 722 с.
[Rudneva et al.] *Руднева Е. Н., Забоева И. В., Урусевская И. С.* 1981. Почвенно-географическое районирование центральной и восточной частей европейской территории СССР // Подзолистые почвы центральной и восточной частей европейской территории СССР (на песчаных почвообразующих породах). Л. С. 118–152.
[Saburov] *Сабуров Д. Н.* 1972. Леса Пинеги. Л. 173 с.
[Shirokikh et al.] *Широких П. С., Мартыненко В. Б., Баишева Э. З., Бикбаев И. Г.* 2018. Динамика растительности на вырубках Южно-Уральского региона: основные итоги исследований Уфимской геоботанической школы // Фиторазнообразие Восточной Европы. Т. 12. № 3. С. 17–30. https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10023.
[Spisok...] *Список* лихенофлоры России. 2010. СПб. 194 с.
[Storozhenko] *Стороженко В. Г.* 2014. Эволюционные принципы поведения дереворазрушающих грибов в лесных биогеоценозах. Тула. 184 с.
[Svalov] *Свалов С. Н.* 1985. Применение статистических методов в лесоводстве // Лесоведение и лесоводство. Т. 4. С. 1–164.
Tonteri T. 1994. Species richness of boreal understorey forest vegetation in relation to site type and successional factors // Ann. zool. fennici. Vol. 31. P. 53–60.
[Ulanova] *Уланова Н. Г.* 2006. Восстановительная динамика растительности сплошных вырубок и массовых ветровалов в ельниках южной тайги (на примере европейской части России): Автореф. дис. ... д-ра биол. наук. М. 48 с.
[Vinogradova et al.] *Виноградова Ю. А., Лаптева Е. М., Перминова Е. М., Анисимов С. С., Новаковский А. Б.* 2014. Микробные сообщества подзолистых почв на вырубках среднетаежных еловых лесов // Изв. Самарского НЦ РАН. Т. 16. № 5. С. 74–80.
Weber H. E., Moravec J., Theurillat J.-P. 2000. International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. // J. Veg. Sci. Vol. 11. Iss. 5. P. 739–768. https://doi.org/10.2307/3236580.
[Yudin] *Юдин Ю. П.* 1954a. Темнохвойные леса. // Производительные силы Коми АССР. Т. 3. Ч. I. Растительный мир. М.; Л. С. 42–125.
[Yudin] *Юдин Ю. П.* 1954b. Лиственничные леса. // Там же. С. 158–185.
[Yudin] *Юдин Ю. П.* 1954c. Геоботаническое районирование // Там же. С. 323–360.
[Zaugolnova, Morozova] *Заугольнова Л. Б., Морозова О. В.* 2004. Распространение и классификация бореальных лесов // Восточноевропейские леса: история в голоцене и современность. Кн. 2. М. С. 295–330.

Получено 22 апреля 2020 г.
Подписано к печати 28 июня 2021 г.

Summary

The communities of middle taiga spruce forests (ass. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** var. ***typica*****)** and secondary communities formed after winter clearcuttings are described (Fig. 1) and classified according Braun-Blanquet (1964) approach using 81 relevés. Ellenberg ecological values (Ellenberg et al., 1991) were used to assess lighting (L), soil moisture (F), acidity (R) and nitrogen (N). The ordination was carried out using the NMS method. Both primary forest and secondary communities are classified as the alliance ***Piceion excelsae*** Pawłowski et al. 1928 within the order ***Piceetalia excelsae*** Pawłowski et al. 1928 in the class ***Vaccinio–Piceetea*** Br.-Bl. in Br.-Bl.et al. 1939. We described 2 associations (incl. 1 new), 3 subassociations (2 new), 2 varieties (1 new), 2 subvarieties, and 2 communities.

Ass. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae*** ass. nov. hoc loco (Table 2). Nomenclature type (holotypus hoc loco): relevé 16 (field № 26p/20), Komi Republic, Ust-Kulom district, two-year cutting place, swath (61.84083° N 54.33778° E, 16.07.2020, author I. A. Likhanova. Diagnostic species (DS): *Aulacomnium palustre*, *Calamagrostis purpurea*, *Carex globularis*, *Chamaenerion angustifolium*, *Polytrichum commune*, *Sphagnum angustifolium*. The association includes «young» (succession stage 1(2)-17(18) years after cutting) secondary communities, formed at the swaths and skidding trails. The absence of tree stand results in the increased lighting and soil moisture, which explains an invasion of heliophile and water-resistant species of vascular plants and mosses. After cutting, DS of the primary association and subassociation almost disappear, but those of class and order remain. Species number — 23–54, average — 38. There are 2 subassociations within aasociation. Subass. ***A. p.–C. p. typicum*** subass. nov. hoc loco (Table 2 relevés 1–16, Fig. 3). Nomenclature type (holotypus hoc loco): relevé 16 (field № 26p/20), Komi Republic, Ust-Kulom district, two-year cutting of spruce herb-bilberry-green moss forest at the swath (61.84083° N 54.33778° E , 16.07.2020, author I. A. Likhanova. No own DS. The subassociation includes communities at the swath and skidding trails of 1(2)-year cutting place with poor species richness in comparison with

primary forests. Number of species 20–27, average – 24. Subass. ***A. p.–C. p. avenelletosum flexuosae*** subass. nov. hoc loco (Table 2, relevés 17–27, Fig. 4). Nomenclature type (holotypus hoc loco), relevé 25 (field № 13-УК), Komi Republic, Ust-Kulom district, 17-year cutting place, swath (61.99389° N, 54.14778° E , 17.09.2019, author I. A. Likhanova. DS: *Avenella flexuosa*, *Gymnocarpium dryopteris*, *Rubus arcticus*. The subassociation includes communities of swaths and skidding trails at 17(18)-year cutting place enriched by heliophile and water-resistant species. The forming forest environment is the reason of high abundance of forest species and emergence of several diagnostic species of primary association and subassociation. The cutting remains are overgrown by epigeous mosses and lichens. Species number — 24–45, average — 33.

Community ***Carex brunnescens*** (Table 3, relevés 1–12, Fig. 5). DS: *Carex brunnescens* (dominant), *C. canescens*, *Ceratodon purpureus*, *Dicranella cerviculata* (dominant). Syntaxon includes communities at the main skidding trail at 1(2)-year cutting place. Despite high abundance of diagnostic species of the ass. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae***, we can't include the relevés into the association due to high diversity of early succession species and low abundance of DS of both the class ***Vaccinio–Piceetea sylvestris*** and the order ***Piceetalia excelsae***. There are numerous undergrowth of *Betula pubescens* (18 thousand ind./ha). Herb-dwarf shrub and moss layers are formed by pioneer, heliophile and water-resistant species. Forest dwarf shrubs, herbs and mosses occur on the litter remnants. Species number — 20–34, average — 27.

Community ***Salix caprea***. (Table 3, relevés 13-22, Fig. 6). DS: *Agrostis gigantea*, *A. tenuis*, *Carex rhynchophysa*, *Deschampsia cespitosa*, *Epilobium palustre*, *Juncus filiformis*, *Populus tremula*, *Salix caprea* (dominant), *S. myrsinifolia*, *S. phylicifolia*, *Sphagnum russowii*. The syntaxon includes communities at the main skidding trail of 17(18)-year cutting place. The presence of DS of ass. ***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae*** and subass. ***A. p.–C. p. avenelletosum flexuosae*** as well as the prevalence of water resistant and early succession species and low abundance of DS of class ***Vaccinio–Piceetea sylvestris*** and order ***Piceetalia excelsae*** are character. Tree stand is formed by young trees of *Betula pubescens* (mean density is 21 thousand ind./ha). Shrub layer is formed by wiilows. Herb-dwarf shrub layer is dominated by species, preferring water logging, and species of disturbed habitats. Species number — 36–45, average — 40.

Subass. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** var. ***Betula pubescens*** (Table 1, relevés 13–22). DS: *Betula pubescens* (dominant), *Milium effusum*, *Rhytidiadelphus triquetrus*. The variant includes communities at 48(49)-year cutting place. The tree lyer height and crown density are comparable to those of the indigenous spruce forest, however, the proportion of birch is higher. Vascular plant DS of ass. ***Linnaeo borealis–Piceetum abietis*** and subass. ***dryopteridetosum*** are registered, but the abundance of moss DS is low. Many forest species become abundant in the herb-dwarf shrub layer. Moss layer is inhibited by leaf litter. Species number — 29–45, average — 36. There are 2 subvarieties: ***typica*** (communities at the swath and skidding trails) and ***Calamagrostis purpurea*** (main skidding trail).

The scheme of vegetation succession after clearcuttings of spruce small herb-bilberry-green moss forests (***Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** var. ***typica***) (Fig. 10) is made on the results of NMS-ordination (Fig. 9) and the data on the restoration period and preferences of syntaxa to the certain technological elements of the cutting place.

The following succession series are described: at the swaths and skidding trails —***Aulacomnio palustris–Calamagrostietum purpureae typicum → A. p.–C. p. avenelletosum flexuosae → Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** var. ***Betula pubescens*** subvar. ***typica → L. b.–P. a. dryopteridetosum*** var. ***typica***; at the skidding trails – community ***Carex brunnescens →*** community ***Salix caprea → Linnaeo borealis–Piceetum abietis dryopteridetosum*** var. ***Betula pubescens*** subvar. ***Calamagrostis purpurea → L. b.–P. a. dryopteridetosum*** var. ***typica***.

In communities of different ages at swaths and skidding trails, the species richness of vascular plants (16–18 species/100 m^2) and mosses (8–10 species/100 m^2) is lower compare to the primary spruce forest (19 and 14 species/100 m^2 respectively). The species richness of vascular plants at 17-year and 48-year communities of the main skidding trails (27 species/100 m^2) is higher than in the primary forest due to the invasion of pioneer, meadow and mire species; that of mosses is lower (8–12 species/100 m^2). Thus, the cutting has a negative impact on species diversity, which is expressed in forest species loss. The floristic composition of the disturbed forest community is not restored even fifty years after anthropogenic impact.

References

Anikeeva V. A. 1989. Tipy vyrubok, vozobnovlenie i nachalnye etapy formirovaniya lesa na meste srednetaezhnykh yelnikov-chernichnikov [Types of clear-cutting, renewal and initial stages of forest formation in place of mid-taiga blueberry spruce]. *Dinamicheskaya tipologiya lesa* [Dynamic forest typology]. Moscow. P. 43–60. (*In Russian*).

Brattsev A. P., Vetoshkina N. N., Kokovkin A. V., Tihonova T. V., Hohlova L. G. 1997. *Atlas Respubliki Komi po klimatu i gidrologii* [Atlas of the Komi Republic on climate and hydrology]. Moscow. 115 p. (*In Russian*).

Braun-Blanquet J. 1964. *Pflanzensoziologie. Grundzuge der Vegetationskunde. 3. Aufl.* Wien; New York. 865 S. https://doi.org/10.1007/978-3-7091-8110-2.

Cherepanov S. K. 1995. *Sosudistyye rasteniya Rossii i sopredelnykh gosudarstv* (*v predelakh byvshego SSSR*) [Vascular plants of Russia and adjacent states (within the former USSR)]. St. Petersburg. 992 p. (*In Russian*).

Degteva S. V. 1999. Listvennye lesa [Deciduous forests]. *Lesa Respubliki Komi* [Komi Republic forests]. Moscow. P. 185–255. (*In Russian*).

Degteva S. V. 2001. Classification of birch forests of southern and middle taiga of the Komi Republic. I. ***Betulla herbosa***. *Rastitel'nost' Rossii*. 2: 3–37. (*In Russian*). https://doi.org/10.31111/vegrus/2001.02.3

Degteva S. V., Dubrovskiy Yu. A. 2014. *Lesnaya rastitelnost basseyna r. Ilych v granitsah Pechoro-Ilychskogo zapovednika* [Forest vegetation of the river basin Ilych within the borders of the Pechora-Ilychsky reserve]. St. Petersburg. 291 p. (*In Russian*).

Degteva S. V., Zheleznova G. V., Pystina T. N., Shubina T. P. 2001. *Tsenoticheskaya i floristicheskaya struktura listvennyh lesov Yevropeyskogo Severa* [Tsoenotic and floristic structure of deciduous forests of the European North]. St. Petersburg. 269 p. (*In Russian*).

Dierssen K. 1996. *Vegetation Nordeuropas*. Stuttgart. 838 p.

Dymov A. A. 2017. The impact of clearcutting in boreal forests of Russia on soils: A review. *Eurasian soil science*. 7: 787–798. (*In Russian*). https://doi.org/10.7868/S0032180X17070024.

Ellenberg H., Weber H. E., Dull R., Wirth V., Werner W., Paiulisen D. 1991. Zeigerwerte von Pflanzen in Mitteleuropa. *Scripta Geobotanica* 18:1–248.

Ermakov N. B. 2012. *Prodromus vysshikh edinits rastitelnosti Rossii* [Prodromus of higher units of vegetation in Russia]. In.: Mirkin B, M., Naumova L. G. *Sovremennoe sostoyanie osnovnyh koncepciy nauki o rastitelnosti* [The

current state of the basic concepts of vegetation science]. Ufa. P. 377–483. (*In Russian*).

Fedorchuk V.N., Neshatayev V. Yu., Kuznetsova M. I. 2005. *Lesnye ekosistemy severo-zapada Rossii: tipologiya, dinamika, khozyaystvennye osobennosti* [Forest Ecosystems of the North-Western regions of Russia: typology, dynamics, forest management features]. St. Petersburg. 382 p. (*In Russian*).

Genikova N. V., Kryshen A. M. 2018. Dynamics of ground cover in piceetum myrtillosum in northen taiga during the first years after clear-cutting. *Botanicheskiy zhurnal*. 103(3): 364–381. (*In Russian*). https://doi.org/10.1134/S0006813618030067.

Genikova N. V., Toropova E. V., Kryshen A. M. 2016. The response of species in the ground cover of a bilberry type spruce stand to logging. *Trudy Karelskogo nauchnogo centra RAN. Seriya Ekologicheskie issledovaniya*. 4: 92–99. (*In Russian*). https://doi.org/10.17076/eco292.

Genikova N. V., Toropova E. V., Kryshen A. M., Mamontov V. N. 2018. Changes in the ground cover structure in the "forest–forest edge–cutover" ecotone in a bilberry spruce stand ten years after logging. *Trudy Karelskogo nauchnogo centra RAN. Seriya Ekologicheskie issledovaniya*. 10: 12–26. (*In Russian*). https://doi.org/10.17076/eco877.

Gosudarstvenniyy doklad «O sostoyanii okruzhayushchey sredy Respubliki Komi v 2015 godu»: Ministerstvo prirodnyh resursov i ohrany okruzhayushchey sredy Respubliki Komi [State report «On the state of the environment of the Komi Republic in 2015»: Ministry of Natural Resources and Environmental Protection of the Komi Republic]. 2016. Syktyvkar. 173 p. (*In Russian*).

Ignatov M. S. Milyutina I. A. 2007. A revision of the genus *Sciuro-hypnum* (*Brachytheciaceae*, *Bryophyta*) in Russia. *Arctoa*. 16: 63–86. https://doi.org/10.15298/arctoa.16.07.

Ignatov M. S., Afonina O. M., Ignatova E. A. with contributions on regional floras from: Abolina A., Akatova T. V., Baisheva E. Z., Bardunov L. V., Baryakina E. A., Belkina O. A., Bezgodov A. G., Boychuk M. A., Cherdantseva V. Ya., Czernyadjeva I. V., Doroshina G. Ya., Dyachenko A. P., Fedosov V. E., Goldberg I. L., Ivanova E. I., Jukoniene I., Kannukene L., Kazanovsky S. G., Kharzinov Z. Kh., Kurbatova L. E., Maksimov A. I., Mamatkulov U. K., Manakyan V. A., Maslovsky O. M., Napreenko M. G., Otnyukova T. N., Partyka L. Ya., Pisarenko O. Yu., Popova N. N., Rykovsky G. F., Tubanova D. Ya., Zheleznova G. V., Zolotov V. I. 2006. Checklist of mosses of East Europe and North Asia. *Arctoa*. 15: 1–130. https://doi.org/10.15298/arctoa.15.01.

Ilchukov S. V. 2003. *Dinamika struktury lesnogo pokrova na sploshnykh vyrubkakh (podzona sredney taygi, Respublika Komi)* [Dynamics of forest cover structure in clear-cutting (subzone of the middle taiga, Komi Republic)]. Ekaterinburg. 120 p. (*In Russian*).

Karaziya S. P. 1989. Dinamika lesnyh biogeotsenozov i raspoznavanie tipov lesa Litvy [Dynamics of forest biogeocenoses and recognition of forest types in Lithuania] *Dinamicheskaya tipologiya lesa* [Dynamic forest typology]. Moscow. P. 27–35. (*In Russian*).

Keenan R. J., Kimmins J. P. 1993. The ecological effects of clear-cutting. *Environ. Rev.* 1: 121–144. https://doi.org/10.1139/a93-010.

Kielland-Lund J. 1981. Die Waldgesellschaften SO Norwegens. *Phytocoenologia*. 9 (1/2): 53–250. https://doi.org/10.1127/phyto/9/1981/53.

Korchagin A. A. 1940. Rastitelnost severnoy poloviny Pechoro-Ilychskogo zapovednika [Vegetation of the Northern half of the Pechora-Ilych reserve]. *Trudy Pechoro-Ilychskogo zapovednika Vyp. 2*.[Works of the Pechora-Ilych nature reserve. Iss. 2]. 416 p. (*In Russian*).

Kryshen A. M. 2006. *Rastitelnye soobshchestva vyrubok Karelii* [Plant communities of felling of Karelia]. Moscow. 262 p. (*In Russian*).

Lapteva E. M., Vtyurin G. M., Bobkova K. S., Kaverin D. A., Dymov A. A., Simonov G. A. 2015. Soil and soil cover changes in spruce forests after final logging. *Sibirskiy lesnoy zhurnal*. 5: 64–76. (*In Russian*). https://doi.org/10.15372/SJFS20150505.

Malykh S. Yu. 2017 Species of *Dryopteris dilatata* complex in Perm Region. *Bulletin of Perm University. Biology*. 4: 380–389. (*In Russian*).

Martynenko V. A. 1999. Temnokhvoynye lesa [Coniferous forests]. *Lesa Respubliki Komi* [Forests of the Komi Republic]. Moscow. P. 133–183. (*In Russian*).

Martynenko V. B., Shirokikh P. S., Muldashev A. A. 2008. Sintaksonomiya lesnoy rastitelnosti [Syntaxonomy of forest vegetation]. *Flora u rastitelnost Yuzhno-Uralskogo gosudarstvennogo prirodnogo zapovednika* [Flora and vegetation of the South Ural State Nature Reserve]. Ufa. P. 124–240. (*In Russian*).

Martynenko V. B., Shirokikh P. S., Mirkin B. M., Naumova L. G. 2014. Syntaxonomic analysis of restorative successions after cutting down light coniferous forests of South Ural Region. *Zhurnal Obshchey Biologii*. 75 (6): 478–490. (*In Russian*).

Melekhov I. S., Korkonosova L. I., Chertovskiy V. G. 1965. *Rukovodstvo po izucheniyu tipov koncentrirovannykh vyrubok* [Guide to the study of types of concentrated cuttings]. Moscow. 68 p. (*In Russian*).

Metody izucheniya lesnyh soobshchestv [Methods of studying forest communities]. 2002. St. Petersburg. 240 p. (*In Russian*).

Mirkin B. M., Naumova L. G. 1998. *Nauka o rastitelnosti (istoriya i sovremennoe sostoyanie osnovnykh kontseptsiy)* [Vegetation science (history and current state of the basic concepts)]. Ufa. 413 p. (*In Russian*).

Mirkin B. M., Naumova L. G. 2012. *Sovremennoe sostoyanie osnovnyh kontseptsiy nauki o rastitelnosti* [Morden state of the main concepts of vegetation science]. Ufa. 488 p. *(In Russian)*.

Mirkin B. M., Yamalov S. M., Bayanov A. V., Sayfullina N. M. 2012. Use of syntaxonomy to study the anthropogenic vegetation dynamics. *Rastitel'nost' Rossii*. 21: 135– 143. (*In Russian*). https://doi.org/10.31111/vegrus/2012.21.135.

Morozova O. V., Korotkov V. N. 1999. Klassifikatsiya lesnoy rastitelnosti Kostomukshskogo zapovednika [Classification of forest vegetation of Kostomuksha reserve] *Zapovednoe delo*. 5: 56–78. (*In Russian*).

Morozova O. V., Zaugolnova L. B., Isaeva L. G., Kostina V. A. 2008. Classification of boreal forests in the North of European Russia. I. Oligotrophic coniferous forests. *Rastitel'nost' Rossii*. 2: 61–81. *(In Russian)*. https://doi.org/10.31111/vegrus/2008.13.61.

Mucina L., Bültmann H., Dierßen K., Theurillat J.-P., Raus T., Čarni A., Šumberová K., Willner W., Dengler J., García R. G., Chytrý M., Hájek M., Di Pietro R., Iakushenko D., Pallas J., Daniëls F. J. A., Bergmeier E., Santos Guerra A., Ermakov N., Valachovič M., Schaminée J. H. J., Lysenko T., Didukh Y.P., Pignatti S., Rodwell J. S., Capelo J., Weber H. E., Solomeshch A., Dimopoulos P., Aguiar C., Hennekens S. M., Tichý L. 2016. Vegetation of Europe: hierarchical floristic classification system of vascular plant, bryophyte, lichen, and algal communities. *Applied Vegetation Science*. 19 (Suppl. 1): 3–264. https://doi.org/10.1111/avsc.12257.

Neshataev V. Yu. 2017. *Antropogennaya dinamika tayezhnoy rastitelnosti evropeyskoy Rossii: Avtoref. diss. dokt. biol. nauk* [Anthropogenic dynamics of taiga vegetation in European Russia: Abstr. doct. sci. diss.]. St. Petersburg. 44 p. (*In Russian*).

Novakovskiy A. B. 2016. Interaction between Excel and Statisticalpackege R for ecological data analysis. *Vestnik Instituta biologii Komi nauchnogo tsentra RAN*. 3: 26–33. (*In Russian*). https://doi.org/10.31140/j.vestnikib.2016.3(197).4.

Osipov A. F., Tuzhilkina V. V., Dymov A. A., Bobkova K. S. 2019. Phytomass and organic carbon stocks in the middle taiga spruce forests during restoration after clear cutting. *Izvestiya RAN. Seriya biologicheskaya*. 2: 215–224. (*In Russian*). https://doi.org/10.1134/S0002332919020103.

Putevoditel nauchnoy pochvennoy ekskursii. Podzolistye suglinistye pochvy raznovozrastnyh vyrubok (podzona sredney taygi) [Guide to scientific soil excursion. Loamy Podzolic soils under multiaged clear cuttings (middle taiga sub-zone)]. 2007. Syktyvkar. 84 p. (*In Russian*).

Rabotnov T. A. 1995. On the coenotic populations of plant species of phytocoenoses in the plant successions. *Botanicheskiy zhurnal*. 80 (7): 67–72. (*In Russian*).

Rastitelnost evropejskoy chasti SSSR [Vegetation of the European part of the USSR]. 1980. Leningrad. 429 p. (*In Russian*).

Razumovskiy S. M. 2011. *Trudy po ekologii i biogeografii. (Polnoe sobranie sochineniy)* [Works on ecology and biogeography. (Full composition of writings)]. Moscow. 722 p. (*In Russian*).

Rudneva E. N., Zaboeva I. V., Urusevskaya I. S. 1981. Pochvenno-geograficheskoe rayonirovanie centralnoy i vostochnoy chastey evropeyskoy territorii SSSR [Soil-geographical zoning of the central and eastern parts of the European territory of the USSR]. *Podzolistye pochvy centralnoy i vostochnoy chastey evropeyskoy territorii SSSR (na peschanyh pochvoobrazuyushchih porodah)* [Podzolic soils of the central and eastern parts of the European territory of the USSR (on sandy soil-forming rocks)]. Leningrad. P. 118–152. (*In Russian*).

Saburov D. N. 1972. *Lesa Pinegi* [Pinega forests]. Leningrad. 173 p. (*In Russian*).

Shirokikh P. S., Martynenko V. B., Baisheva E. Z., Bikbaev I. G. 2018. Vegetation dynamics on felling in the Southern Ural region: main results of studies of the Ufa geobotanical school. *Phytodiversity of Eastern Europe*. 12 (3): 17–30. (*In Russian*). https://doi.org/10.24411/2072-8816-2018-10023.

Spisok likhenoflory Rossii [The list of lichens of Russia] 2010. St. Petersburg. 194 p. (*In Russian*).

Storozhenko V. G. 2014. *Evolyutsionnye printsipy povedeniya derevorazrushayushchikh gribov v lesnykh biogeocenozakh* [Evolutionary principles of behavior of wood-destroying fungi in forest biogeocenoses]. Tula. 184 p. (*In Russian*).

Svalov S. N. 1985. Primenenie statisticheskikh metodov v lesovodstve [The application of statistical methods in forestry]. *Lesovedenie i lesovodstvo*. 4: 1–164. (*In Russian*).

Tonteri T. 1994. Species richness of boreal understorey forest vegetation in relation to site type and successional factors. *Ann. zool. Fennici*. 31: 53–60.

Ulanova N. G. 2006. *Vosstanovitelnaya dinamika rastitelnosti sploshnykh vyrubok i massovykh vetrovalov v yelnikakh yuzhnoy taygi (na primere yevropeyskoy chasti Rossii): Avtoref. diss. dokt. biol. nauk* [Restoration dynamics of vegetation of continuous felling and mass windfall in spruce forests of the southern taiga (on the example of the European part of Russia): Abstr. doct. sci. diss.]. Moscow. 48 p. (*In Russian*).

Vinogradova Yu. A., Lapteva E. M., Perminova E. M., Anisimov S. S., Novakovskiy A. B. 2014. Microbe communities in podzolic soils at logged spruce forest areas of the middle taiga zone. *Izvestiya Samarskogo nauchnogo tsentra RAN*. 16 (5): 74–80. (*In Russian*).

Weber H. E., Moravec J., Theurillat J.-P. 2000. International code of phytosociological nomenclature. 3rd ed. *Journal of Vegetation Science*. 11(5): 739–768. https://doi.org/10.2307/3236580.

Yudin Yu. P. 1954a. Temnokhvoynye lesa [Dark coniferous forests]. *Proizvoditelnye sily Komi ASSR. Tom 3. Chast 1. Rastitelnyy mir* [Productive forces of the Komi Autonomous Soviet Socialist Republic. Vol. 3. Part 1. Plant World]. Moscow; Leningrad. P. 42–125. (*In Russian*).

Yudin Yu. P. 1954b. Listvennichnye lesa [Larch forests]. *Proizvoditelnye sily Komi ASSR. Tom 3 Chast 1 Rastitelnyy mir* [Productive forces of the Komi Autonomous Soviet Socialist Republic. Vol. 3. Part 1. Plant World]. Moscow; Leningrad P. 158–185. (*In Russian*).

Yudin Yu. P. 1954c. Geobotanicheskoe rajonirovanie [Geobotanical zoning]. *Proizvoditelnye sily Komi ASSR. Tom 3. Chast 1. Rastitelnyy mir* [Productive forces of the Komi Autonomous Soviet Socialist Republic. Vol. 3. Part 1. Plant World]. Moscow; Leningrad P. 323–360. (*In Russian*).

Zaugolnova L. B., Morozova O. V. 2004. Rasprostranenie i klassifikatsiya borealnykh lesov [Distribution and classification of boreal forests]. *Vostochnoevropeyskie lesa: istoriya v Golotsene i sovremennost. Kniga 2*. [East-European forests: history in Holocene and modern state. Book 2]. Moscow. P. 295–330. (*In Russian*).